

Série A. N° 1614

N° d'ordre : 2480

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques SAUTET

Assistant à la Faculté de Médecine de Paris

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude des Culicidae.
(Morphologie et Biologie)

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 1^{er} Février 1936, devant la Commission d'examen.

MM. M. CAULLERY, *Président.*

F. PICARD

J. MILLOT

} *Examineurs.*

PARIS

VIGOT FRÈRES, ÉDITEURS

23, RUE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE, 23

1936

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES CULICIDÆ
(MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE)

Série A. N° 1614

N° d'ordre : 2480

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques SAUTET

Assistant à la Faculté de Médecine de Paris

1^{re} THÈSE. — **Contribution à l'étude des Culicidae.**
(Morphologie et Biologie)

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le Février 1936, devant la Commission d'examen.

MM. M. CAULLERY, *Président.*

F. PICARD

J. MILLOT } *Examineurs.*

PARIS

VIGOT FRÈRES, ÉDITEURS

23, RUE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE, 23

1936

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, Professeur, Physique du globe.

Professeurs honoraires ..	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.	AUGER.
	H. LEBESGUE.	COURSAT.	BLAISE.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
	A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
	Emile PICARD.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
			VESSIOT.

PROFESSEURS

G. BERTRAND ...	T Chimie biologique.	A. GUILLIERMOND.	T Botanique (P. C. B.).
M. CAULLERY ...	T Zoologie (Evolution des êtres organisés).	M. JAVILLIER ...	Chimie biologique.
G. URBAIN ...	T Chimie générale.	L. JOLEAUD ...	Paléontologie.
Emile BOREL ...	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	ROBERT-LÉVY ...	Zoologie.
Jean PERRIN ...	T Chimie physique.	F. PICARD ...	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
H. ABRAHAM ...	T Physique.	Henri VILLAT ...	T Mécanique des fluides et applications.
E. CARTAN ...	T Géométrie supérieure.	Ch. JACOB ...	T Géologie.
M. MOLLIARD ...	T Physiologie végétale.	P. PASCAL ...	T Chimie minérale.
L. LAPICQUE ...	T Physiologie générale.	M. FRÉCHET ...	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
A. COTTON ...	T Recherches physiques.	E. ESCLANCON ...	T Astronomie.
J. DRACH ...	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	Mme	
Charles FABRY ...	T Enseignement de Physique.	RAMART-LUCAS ...	T Chimie organique.
Charles PÉREZ ...	T Zoologie.	H. BÉGHIN ...	T Mécanique physique et expérimentale.
Léon BERTRAND ...	T Géologie structurale et géologie appliquée.	FOCH ...	Mécanique expérimentale des fluides.
P. PORTIER ...	T Physiologie comparée.	PAUTHENIER ...	Physique (P. C. B.).
E. RABAUD ...	T Biologie expérimentale.	De BROGLIE ...	T Théories physiques.
M. GUICHARD ...	Chimie minérale.	CHRÉTIEN ...	Optique appliquée.
Paul MONTEL ...	T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	P. JOB ...	Chimie générale.
P. WINTREBERT ...	T Anatomie et histologie comparées.	LABROUSTE ...	Physique du Globe.
L. BLARINGHEM ...	T Botanique.	PRENANT ...	Zoologie.
O. DUBOSQ ...	T Biologie maritime.	VILLEY ...	Mécanique physique et expérimentale.
G. JULIA ...	T Application de l'analyse à la Géométrie.	BOHN ...	Zpologie (P. C. B.).
C. MAUGUIN ...	T Minéralogie.	COMBES ...	Botanique.
A. MICHEL-LÉVY ...	T Pétrographie.	GARNIER ...	Calcul différentiel.
H. BÉNARD ...	T Mécanique expérimentale des fluides.	PÈRES ...	Mécanique des fluides.
A. DENJOY ...	T Calcul différentiel et calcul intégral.	HACKSPILL ...	Chimie (P. C. B.).
L. LUTAUD ...	T Géographie physique et géologie dynamique.	LAUGIER ...	Physiologie générale.
Eugène BLOCH ...	T Physique théorique et physique céleste.	TOUSSAINT ...	Technique Aéronautique.
G. BRUHAT ...	Physique.	M. CURIE ...	Physique (P. C. B.).
E. DARMOIS ...	Physique.	G. RIBAUD ...	T Hautes températures.
A. DEBIERNE ...	T Physique générale et radio-activité.	CHAZY ...	T Mécanique rationnelle.
A. DUFOUR ...	T Physique (P. C. B.).	GAULT ...	Chimie (P.C.B.).
L. DUNOYER ...	Optique appliquée.	CROZE ...	Physique.
		DUPONT ...	T Théories chimiques
		LANGUINE ...	Géologie.
		VALIRON ...	Mathématiques.
		BARRABÉ ...	Géologie structurale et géologie appliquée.
		MILLOT ...	Zoologie (P. C. B.).
		F. PERRIN ...	Théories physiques.
		VAVON ...	Chimie organique.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire D. TOMBECK



CONTRIBUTION A L'ETUDE DES CULICIDÆ

(MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE)

INTRODUCTION

Depuis ces dernières années l'étude de l'*Anopheles maculipennis* a pris une orientation nouvelle. WESENBERG-LUND (1920) et ROUBAUD (1921) ont attiré l'attention sur ce fait que dans certaines régions le moustique pique plus volontiers les animaux que l'homme, ce qui expliquerait l'existence de l'anophélisme sans paludisme. Cette « zoophilie » d'après ROUBAUD serait due à une armature maxillaire plus développée dans les « races » qui exploitent le bétail de préférence à l'homme. Cette question ne sera pas discutée ici, pas plus que nous ne signalerons les nombreuses controverses auxquelles cette hypothèse a donné lieu. On constatera simplement que depuis cette date, les travaux se sont multipliés et que l'on a voulu chercher d'autres bases morphologiques permettant de différencier les diverses « races » ou « variétés ». C'est ainsi que FALLERONI (1924) distingue deux grands groupes dans l'espèce *Anopheles maculipennis*, l'un à œufs gris clair, qu'il nomme *labranchiae*, l'autre à œufs sombres qu'il appelle *messeae* ; le premier étant plutôt anthropophile, le second zoophile, sans que cet auteur admette de distinctions bien tranchées quant aux préférences alimentaires des anophèles. En Hollande, DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1920-1927) et VAN THIEL (1927) observent l'existence de deux peuplements anophéliens, l'un de petite taille (race micropptère), l'autre de grande taille (race macropptère) avec des différences génotypiques et des différences morphologiques dans l'hypopygium des mâles et la disposition des soies des larves ; en outre ils font entrer, dans la détermination, des caractères biologiques. HACKETT, MISSIROLI, MARTINI (1927-1935), approfondissant la découverte de FALLERONI, décrivent des « ra-

ces » presque uniquement d'après la morphologie des œufs : *Anopheles maculipennis* type, *labranchiae*, *messeae*, *melanoon* et *atroparvus* de VAN THIEL, auprès desquels ils placent immédiatement l'*Anopheles sacharovi*.

Cependant, déjà, divers auteurs signalent des variations géographiques dans ces « races », quand on les compare entre elles, en particulier ZOTTA et MARTINI (1933) en Roumanie, DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL en Hollande. Quant à ROUBAUD et GASCHEN (1933) ils n'admettent pas entièrement cette façon de voir et ne trouvent pas les caractères de l'œuf suffisamment distincts pour caractériser les « races », entre autres, pour *labranchiae* et *atroparvus*. Ils conservent la grande distinction en races « pauci » et « pluridentées ». Mais en plus, ROUBAUD introduit des notions biologiques et expérimentales pour la détermination des « races ». Pour lui, en dehors des élevages expérimentaux, il est presque impossible de déterminer sûrement les « races ». Elles se distinguent donc en « eurygames » et « stenogames » suivant le mode d'accouplement et en « homodynates » et « heterodynates » suivant la modalité de la diapause. Cette classification très tentante présente à vrai dire une grosse difficulté, tant d'application que de contrôle. Car comme G. COUSIN (1932) le fait justement remarquer, pour déterminer exactement le mode de diapause d'une espèce : « il est indispensable, avant même de commencer l'étude de la diapause d'une espèce, de chercher à réaliser les conditions idéales de développement... contrôle indispensable de témoins sains élevés dans les meilleures conditions de milieu possible. » Or pour les anophèles ces conditions sont loin d'être facilement réalisables. Et en dehors d'expérimentateurs particulièrement habiles, depuis HAROLD (1923), tous ceux qui ont tenté des élevages, MARTINI (1923), DE BUEN (1930), DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1930) ont eu quelques générations souvent avec de grandes difficultés et uniquement avec des souches favorables. L'impossibilité pour certaines souches de s'accoupler en captivité, mise en évidence par ROUBAUD, explique évidemment bien des insuccès.

Enfin le chevauchement de ces classifications « raciales » les unes ayant pour base la morphologie seule, les autres la biologie et la biogéographie complique encore la question.

C'est ainsi que MISSIROLI et HACKETT (1935) reprochent à

ROUBAUD de ne pas avoir sélectionné à l'origine de ses élevages, les œufs, afin que les résultats obtenus soient comparables entre les divers auteurs. Malgré ces divergences, chaque jour, de nouvelles « races » sont décrites chez l'*Anopheles maculipennis* : *fallax* ROUBAUD (1934), *sicaulli* ROUBAUD (1935), *pergusae* MISSIROLI (1935). Aussi devant la difficulté de faire une distinction certaine par les procédés uniquement biologiques, à cause, souvent, de l'incertitude de la technique et même de sa non application possible à certaines souches, est-il intéressant de rechercher tous les caractères possibles de distinction. La morphologie externe ayant été particulièrement fouillée, nous avons cherché si la morphologie interne des larves, qui a été peu étudiée, ne pourrait pas fournir quelques caractères intéressants. Cette étude, comme il fallait s'y attendre, s'est montrée négative dans sa réponse, non seulement dans la distinction de races mais aussi d'espèces voisines. Par contre elle nous a permis de déterminer la morphologie d'organes peu connus et mal étudiés, comme le pharynx. Nous avons également étudié les variations possibles de divers caractères morphologiques servant à caractériser les « races » et montré qu'ils présentent des variations saisonnières, qui rapprochent entre elles des « races » géographiques.

A ce sujet nous n'emploierons pas dans ce travail les mots de « race » et de « variété » qui ont été employés par divers auteurs et, conservant le nom qui leur a été donné par ceux qui les ont décrites, nous les désignerons sous le nom de « forme » de « telle espèce », qui ne présume rien, tant que le problème des croisements et de l'hérédité des caractères n'aura pas été déterminé entièrement pour chacune d'elles. En effet, actuellement ces preuves n'ont guère été données que pour l'*Anopheles maculipennis* forme *atroparvus* (HACKETT et MISSIROLI, 1935).

Cette contribution se terminera par l'exposé de quelques expériences ayant trait à certains points particuliers de la biologie des espèces et formes étudiées.

Ce travail a été effectué en Corse à partir de 1931 au Centre antipaludique de Bastia ; il a été terminé au laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris, grâce à la bienveillance du Professeur BRUMPT qui a bien voulu

nous laisser le loisir de rédiger ce travail ; qu'il trouve ici l'expression de notre reconnaissance.

M. le Professeur CAULLERY nous a fait le grand honneur d'accepter la présidence de cette thèse, c'est pour nous la meilleure récompense de notre travail, aussi nous lui exprimons notre vive gratitude.

Je tiens à remercier les Professeurs PICARD, JOYEUX et TANON qui nous ont prodigué encouragements et conseils, ainsi que le Professeur MILLOT, qui a bien voulu faire partie de mon jury d'examen.

Notre reconnaissance va aussi aux Professeurs agrégés GALLIARD et NEVEU-LEMAIRE, à qui nous devons tant. Nous n'aurons garde enfin d'oublier les Professeurs ROUBAUD et LAVIER, les Docteurs LANGERON et SEGUY, qui nous ont montré constamment un sincère intérêt.

PREMIERE PARTIE

MORPHOLOGIE

Sous ce titre nous comprenons uniquement l'étude du tube digestif, avec les pièces bucco-pharyngées, et des papilles anales de diverses larves de *Culicidae*. Les variations de l'indice maxillaire de femelles adultes et celles des œufs seront exposées dans la partie « Observations ». Si l'étude de l'anatomie du tube digestif des *Culicidae* adultes a fait l'objet d'un très grand nombre de travaux, celle des larves a été de beaucoup délaissée, mais surtout il peut paraître intéressant d'en faire une étude comparée dans des espèces et genres différents, puisque jusqu'ici elle n'a pas été entreprise. On pourrait penser aussi que cette étude serait capable de fournir des renseignements précieux sur les diverses formes décrites récemment dans différentes espèces et en particulier chez *Anopheles maculipennis* ; empressons-nous de dire qu'il n'en est rien, aussi avons-nous rapidement abandonné cette idée pour nous cantonner dans l'étude de genres et espèces bien définis.

Tout notre matériel provient de Corse, cependant nous avons pu en outre examiner quelques larves au quatrième stade d'*Anopheles maculipennis* forme *fallax* et comparer les *Culex hortensis* corses à ceux des environs de Paris grâce à l'extrême obligeance du Professeur ROUBAUD et du Docteur M. LANGERON.

Les examens ont été effectués souvent sur des individus à frais ou conservés dans du formol à 5 %, le plus fréquemment après dissection fine à la loupe binoculaire. Le chloral lactophénol nous a aussi été très utile pour mettre en évidence les armatures chitineuses bucco-pharyngées et l'intima chitineuse de l'intestin.

Quant aux coupes du tube digestif elles ont été effectuées sur des larves fixées, soit au liquide de DUBOSCQ-BRASIL, soit au liquide de BOUIN. L'inclusion a été faite soit à la paraffine, soit au collodion-paraffine. Enfin les colorations que nous avons employées sont les suivantes : hémalum-éosine hématoxyline ferrique, coloration de MALLORY et beaucoup plus souvent coloration de MANN, soit rapide, soit suivant la technique modifiée de DOBELL.

Il sera étudié comparativement l'anatomie du tube digestif chez *Theobaldia annulata* S., *Anopheles maculipennis* M. et *Anopheles bifurcatus* L. Quant aux formes de l'*Anopheles maculipennis*, nous n'en parlerons généralement pas, car nous n'avons jamais trouvé de différences entre celles qu'il nous a été donné d'étudier à ce sujet, nous n'y ferons allusion qu'à propos des pièces bucco-pharyngées.

De même l'*Anopheles sacharovi* a une anatomie identique à celle de l'*Anopheles maculipennis* type ; nous n'en parlerons donc pas non plus, sauf dans les cas très rares où l'on peut observer de légères variantes.

Bien plus, comme nous l'avons dit, de grandes ressemblances existent entre les trois espèces que nous allons voir ; par conséquent, pour éviter des redites inutiles, nous nous bornons à signaler, après la description dans une espèce, les caractères qui peuvent la différencier des deux autres.

Enfin, pour l'étude de divers organes, qui nous ont semblé plus intéressants, car moins bien connus, nous avons étendu nos recherches à des espèces et genres voisins, afin de mieux les interpréter.

L'étude va porter successivement sur l'armature bucco-pharyngée, l'intestin antérieur, l'intestin moyen et l'intestin postérieur.

CHAPITRE PREMIER

ARMATURE BUCCO-PHARYNGEE

Quand on étudie la partie la plus antérieure du tube digestif, on est frappé par l'existence d'un disque chitineux très épais formant le plafond du pharynx et qui occupe environ le tiers de la longueur et près de la moitié de la largeur de la tête d'une larve au quatrième stade. Or cette pièce située à la limite du tube digestif proprement dit et des pièces buccales, quant à sa topographie, n'est guère connue. Dans les anciennes publications, comme celles de RASCHKE (1887), de MEINERT (1886), de BLANCHARD (1905), etc., l'épipharynx et l'hypopharynx, car la pièce dont nous parlons leur est assimilable, sont considérés comme des pièces rudimentaires chez *Culex nemorosus*, *Theobaldia annulata* et la description qui en est très brièvement donnée ne correspond pas à ce que nous avons trouvé. Seul THOMPSON (1905), en étudiant des larves d'*Anopheles punctipennis*, *Culex stimulans* et *Culex pipiens*, commence l'étude du tube digestif par une description des pièces buccales et du pharynx, mais il a considéré ces trois espèces en bloc, ce qui n'est pas possible, comme nous le verrons, puisqu'elles n'appartiennent pas au même genre, et, sauf en ce qui concerne la musculature, sa description ne correspond que peu à ce qui a été observé, dans les espèces que nous avons pu étudier.

Dans les travaux les plus récents, soit sur le tube digestif, soit sur les pièces buccales des *Culicidae*, la plupart des auteurs n'en parlent pas, LA FACE (1929), DE BOISSEZON (1930), ces pièces semblant à cheval entre les deux sujets. Par contre, la seule indication que l'on puisse trouver est donnée par PURI (1931) dans une étude morphologique très importante des larves des anophèles indiens, mais, là encore, ces pièces sont-elles signalées d'une façon très brève, sans qu'une

description complète et des dessins en aient été donnés. On s'explique mal qu'un ensemble de pièces aussi important par sa taille soit si peu et si mal connu chez les *Culicidae*, alors qu'il a été bien décrit dans des groupes voisins, en particulier chez les larves de *Simulidae* par PURI (1925). La cause en est probablement à ce que toutes les recherches depuis quelques années se sont portées surtout vers l'étude des formes adultes, qui ont acquis une si grande importance en pathologie humaine. En effet des armatures pharyngiennes de bien moins grande importance ont été décrites avec soin par SINTON et COVELL (1927), BARRAUD et COVELL (1927) chez les anophèles adultes à la suite des travaux d'ADLER et THEODOR (1926) sur les phlébotomes. Ces travaux nous ont servi pour l'interprétation des pièces.

Nous allons passer en revue successivement les larves des genres et espèces suivants :

Culex hortensis Ficalbi 1889.

Culex pipiens Linné 1758.

Anopheles maculipennis Meingen 1804, et ses formes.

Anopheles sacharovi Fav. 1903.

Anopheles bifurcatus Linné 1758.

Anopheles algeriensis Theobald 1903.

Theobaldia annulata Schrank 1770.

Theobaldia (*Allotheobaldia*) *longeareolata* Macquart 1838.

Puis nous étudierons l'évolution des pièces bucco-pharyngées aux divers stades larvaires. Enfin nous tenterons d'en donner une interprétation physiologique d'après des observations faites sur le vivant.

A. — Armature bucco-pharyngée de différentes espèces de *Culicidæ*

La première description sera faite chez la larve au quatrième stade de *Culex hortensis* F., cette espèce étant très claire et particulièrement facile à observer. C'est elle aussi qui nous a permis de suivre l'évolution.

1° CULEX HORTENSIS Ficalbi 1889

Si on examine à frais, entre lame et lamelle, à un faible grossissement, une larve vivante, on constate, en diaphragmant légèrement, l'existence d'un cercle presque complet occupant une grande partie de la tête. Ce cercle, que l'on voit mieux en examinant la face dorsale de la larve, a sa base en contiguité avec les pièces buccales et est situé juste en dessous des téguments, auquel il est relié par des muscles. Par ce simple examen on peut constater déjà, qu'il est formé principalement de deux arcs sombres, qui s'amincissent en allant vers l'extrémité postérieure, mais sans se rejoindre ; par conséquent le cercle est incomplet. En diaphragmant davantage on arrive même à distinguer une rangée d'épines qui semblent insérée sur ces arcs et dirigée vers le centre du cercle. On voit beaucoup mieux, si, au préalable, on a traité la larve par le chloral lactophénol pendant un certain temps.

En réalité cette observation directe, faite uniquement par transparence, donne peu de résultats. Il faut, pour entreprendre une étude détaillée, faire des dissections fines, afin de déterminer la morphologie exacte, et des coupes pour situer l'organe par rapport à l'œsophage d'une part et aux pièces buccales d'autre part. Un autre procédé simple consiste aussi à observer la mue, les pièces bucco-pharyngées étant évidemment expulsées avec elles.

Le mieux est de procéder par arrachement de la partie antérieure du tube digestif sur des larves formolées à 5 %. Deux cas peuvent alors se présenter. Par un arrachement brusque on obtient le proventricule et l'œsophage, dont l'extrémité antérieure est couronnée d'une ou deux rangées d'épines très régulièrement disposées à plat les unes à côté des autres.

Vu cet aspect on pourrait penser que les deux arcs épineux, dont on observe une solution de continuité à la partie postérieure, appartiennent à une formation inférieure de la bouche, le tube digestif passant en dessus de la partie basale et entre les branches latérales. Dans ce cas, à cause de la proximité de la plaque mentale, on serait en droit de se demander si l'on n'a pas affaire à une pièce hypopharyngienne.

Mais, si au lieu de procéder par arrachement brusque, on

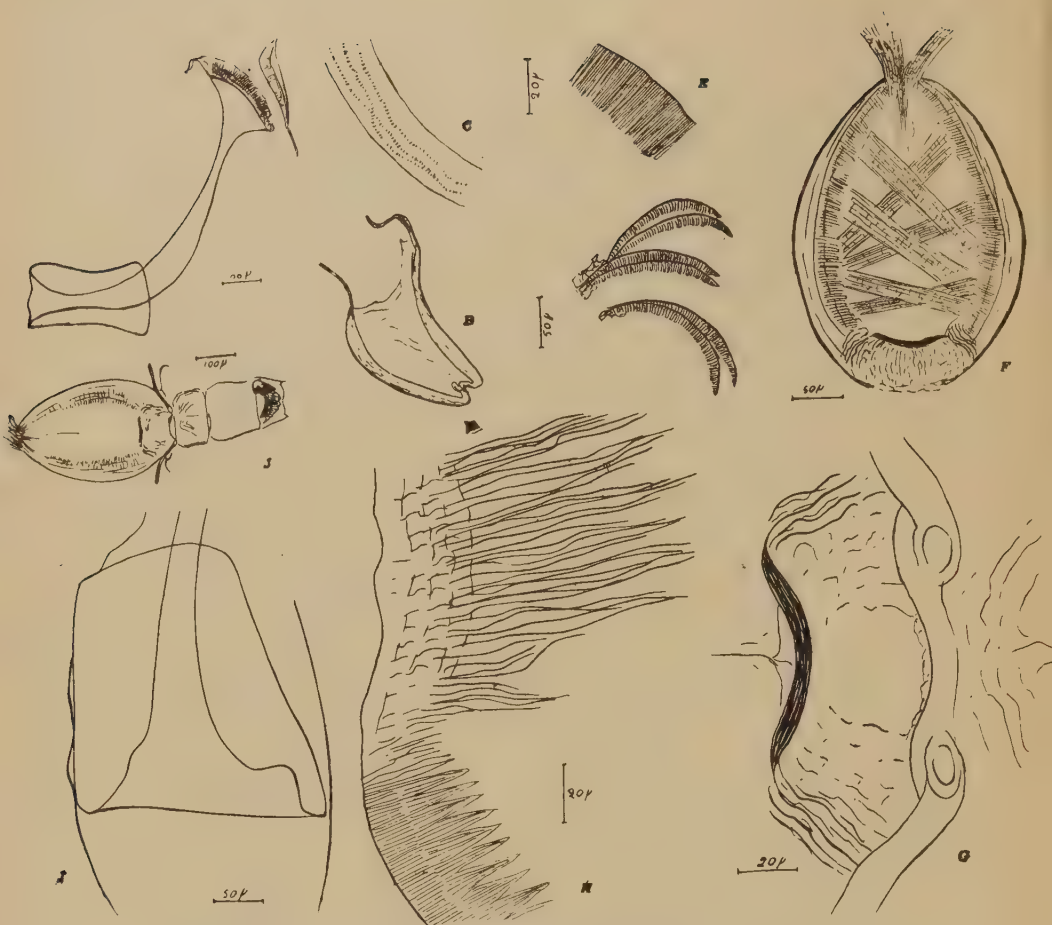


FIG. I. — A. Armature bucco-pharyngée de la larve au 4^e stade de *Culex hortensis* après dissection et action du chloral lactophenol ; on voit ses rapports avec l'intima chitineuse de l'intestin antérieur ; en haut et détachée, la plaque chitineuse formant le plafond du pharynx. — B. Arcs chitineux d'une jeune larve avec en C les premières épines d'un arc. — D. Les arcs chitineux d'une larve plus âgée avec en E un arc épineux déjà caractéristique. — F. Arcs chitineux et musculature d'une larve au 4^e stade, en bas la pièce basale et la bouche. — G. Pièce basale, bouche et ouverture des canaux salivaires chez une larve de *Culex pipiens*. — H. Fin d'un arc et début de la touffe basale en mèches chez une larve de *Theobaldia annulate*. — I. Dissection de l'intima chitineuse et de la membrane peritrophique d'une larve d'*Anopheles bifurcatus*, montrant leur séparation nette. — J. Ensemble des pièces bucco-pharyngées chez une larve de *Culex pipiens* : épipharynx en haut, bouche et en bas hypopharynx avec la membrane chitineuse.

fait d'abord une dissection soignée des pièces buccales, on constate qu'on avait précédemment arraché une faible portion de l'armature chitineuse, qui est reliée au tégument, comme nous le verrons plus loin, par des muscles puissants, qui s'opposent à l'arrachement.

On constate alors très facilement que le tube digestif ne passe nullement entre les arcs chitineux armés d'épines, mais qu'au contraire ces arcs ne sont que les ornements latéraux d'une vaste membrane chitineuse mince, constituant le plafond du pharynx et que la bouche est située tout à fait à la base et en dessous de cette pièce, en réalité dorsale. L'intima chitineuse de l'œsophage vient s'y insérer d'une façon très intime, elle n'est par conséquent que le prolongement de cette membrane qui constitue le plafond du pharynx.

Par cette même dissection on met très nettement en évidence les muscles, qui, sur le vivant, commandent les divers mouvements de cette pièce.

Ce sont d'abord deux muscles puissants qui s'insèrent à l'extrémité postérieure et amincissent des arcs ; ils se dirigent ensuite d'avant en arrière et de bas en haut pour aller s'attacher sur la cuticule postéro-supérieure de la tête de la larve : ce sont les deux muscles épipharyngiens.

On remarque en outre, en regardant la pièce disséquée par sa partie supérieure, des muscles transverses. Ils nous ont semblé au nombre de six et disposés ainsi : deux longs muscles obliques antéro-postérieurs partant de la région antérieure droite de l'arc pour venir vers la région postérieure gauche de l'arc. Deux autres muscles identiques occupent une situation symétrique allant de la partie antérieure gauche de l'arc à la partie postérieure droite. A la partie plus antérieure de la pièce, se trouvent enfin deux autres muscles plus courts, qui sont eux aussi entrecroisés. Ces six muscles ont environ une largeur de 30 μ .

Signalons enfin un muscle unique qui paraît venir s'insérer sur la partie moyenne et dorsale de la membrane pour joindre la cuticule céphalique, dans une position antérieure à celle des muscles épipharyngiens.

En même temps, que par la dissection on isole cette formation que nous venons de décrire telle qu'elle apparaît dans son ensemble, sans être dilacérée, on amène, faisant suite avec la plaque mentale, une lame chitineuse mince et

rectangulaire ; elle est renforcée latéralement par une chitine plus épaisse et présente des plis obliques antéro-postérieurs, se dirigeant vers l'extérieur.

Entre cette pièce et la précédente, se trouve la bouche. Cette pièce est donc l'hypopharynx, qui forme une faible partie du plancher du pharynx.

A la base on remarque l'ouverture des deux glandes salivaires qui se fait à l'approche d'un sillon, d'une sorte de chambre unique, rappelant un peu ce qui a été décrit par PURI (1925) chez les larves de *Simulium*. Nous laisserons de côté cette pièce inférieure simple, pour revenir à la pièce supérieure beaucoup plus compliquée et que l'on doit disséquer et dilacérer délicatement pour en connaître la constitution.

Si on enlève avec soin la membrane, qui relie les deux arcs et forme une sorte de couvercle, en passant une aiguille très fine dans l'orifice buccal de la pièce préalablement disséquée et qu'on la rabat latéralement, on voit l'organisation intime de l'épipharynx. Deux demi-cercles chitineux incomplets accompagnent cette membrane et la soutiennent, ils sont très épais et contrastent par leur couleur jaune avec la transparence de la membrane. Cet arc de soutien est en général accompagné d'un arc épineux plus fin que l'on retrouve autour de l'œsophage et que nous décrirons plus loin. Les deux demi-cercles chitineux sont réunis, au-dessus de l'orifice buccal par une pièce médiane basale, plus ou moins développée suivant les espèces et les genres, c'est une lame épaisse et jaune de 10 μ de large sur 70 μ de long. Cette pièce fait suite à la lèvre supérieure ; c'est la base de l'épipharynx, qui a été désinsérée par la dissection.

A la partie latérale et inférieure de cette pièce et des arcs latéraux la membrane chitineuse se continue insensiblement pour rejoindre la face ventrale, elle présente de nombreux plis ; ces plis sont plus accentués sur les côtés, et font tout le tour de l'orifice buccal. Cette base est très variable suivant les genres et souvent aussi suivant les espèces.

Sous la membrane supérieure, soutenue par les arcs, on trouve ce que nous nommons les arcs épineux, dont nous avons déjà signalé l'existence. Ces arcs épineux sont en général au nombre de trois de chaque côté ; cependant, ils

nous ont paru plus nombreux sur certains exemplaires, sans qu'il nous ait été possible de le déterminer exactement. Ces arcs sont tous identiques et superposés les uns aux autres, d'une façon parallèle. Ils sont contigus par leur base à l'arc chitineux rigide ; leur extrémité interne est libre ; ils sont réunis à leur base par une membrane chitineuse très mince et plus ou moins ornée. Ils sont uniquement composés d'épines chitineuses rigides tournées vers la lumière du tube digestif de la larve ; leur base, sur le tiers environ de la hauteur totale est coalescente et maintient la forme de l'arc.

Chaque arc est ainsi constitué ; les épines commencent insensiblement à partir de la membrane antéro-supérieure de la bouche, qui a été vue précédemment, puis elles se rangent parallèlement les unes aux autres, d'une façon très régulière en augmentant de taille vers le milieu de l'arc, où elles atteignent une taille maxima de 50 μ . Ces épines sont rigides et par leur accollement prennent parfois un faux aspect dentiforme. Après avoir atteint cette taille maxima au centre de l'arc elles décroissent progressivement vers l'extrémité postérieure de l'organe, pour atteindre une taille très faible de 15 μ avant de disparaître d'une façon assez brusque, de telle sorte que la terminaison postérieure des deux branches du cercle incomplet se présentent sous forme de pointes non effilées.

Ainsi est constitué le cercle supérieur bucco-pharyngé chez la larve de *Culex hortensis* F.

Nous avons vu que ses rapports nous le font considérer comme l'épipharynx, en accompagnant ce mot du sens que BERLESE (1907) lui donne dans son ouvrage des Insectes : « Adunque si vede che è difficile attribuire alla epifaringe il significato di pezzo a sè, ma essa è bene sì contenti piuttosto di quello di semplice regione formante la superiore vòlta del palato ». Donc pour la commodité de l'exposé nous continuerons à employer le terme de pièce ou armature bucco-pharyngée, qui ne présume rien de ce qui appartient en propre, soit à la bouche, soit au pharynx. De plus, l'étroite dépendance de l'épipharynx, de l'hypopharynx et de la membrane chitineuse qui les unit, et qui, elle, est plus purement pharyngienne, rend difficile et artificielle une description séparée.

Voyons maintenant sur les coupes l'orientation de cet organe.

En combinant diverses coupes de la tête, antéro-postérieures, transversales et longitudinales, on constate que l'armature est dirigée de bas en haut et d'avant en arrière avec une concavité postéro-inférieure des arcs latéraux, alors que l'organe entier a une concavité supérieure, causée par un sillon de dépression longitudinal et médian. On a l'aspect d'un V à ouverture supérieure, très net sur les coupes transversales. Ce V est plus ou moins aigu suivant la contraction des muscles transverses, que nous avons signalés. Quant à la membrane chitineuse qui relie les arcs elle présente les mêmes caractères que l'intima chitineuse de l'œsophage, elle appartient sans doute davantage au pharynx qu'aux pièces buccales, elle n'en est pas moins un élément impossible à séparer de l'épipharynx. Quoi qu'il en soit, cette armature est bien loin, par sa taille, et sa complexité, d'être une pièce « rudimentaire » morphologiquement, qu'on l'étudie avec les pièces buccales ou avec le tube digestif.

Quel est donc son rôle ?

Il est assez difficile à définir et nous ne prétendons pas en faire la physiologie. Seulement, sa constitution chitineuse robuste, les muscles puissants qui s'y insèrent, font présager un rôle mécanique important.

En effet, si on regarde par transparence une larve vivante mise entre lame et lamelle, en prenant soin qu'elle ne soit pas traumatisée et en la maintenant assez immobile par deux petites bandes de papier placées latéralement, on constate que l'épipharynx est animé de mouvements fréquents. Ces mouvements sont de deux sortes et correspondent à la disposition des muscles : les uns sont des mouvements de rapprochement des deux arcs latéraux, si bien que les épines viennent presque en contact, les autres, qui les suivent, sont des mouvements d'élévation du bloc chitineux entier et dus à la contraction des muscles épipharyngiens ; ils ont pour conséquence d'ouvrir largement la lumière de l'intestin et de favoriser l'entrée des aliments dans l'œsophage.

Mais quel effet produisent ces mouvements ? Il est bien difficile de le déterminer ; ils ont pour résultat de rétrécir d'abord la lumière pharyngienne, le rapprochement des épi-

nes peut donc être considéré comme un mouvement masticateur ou, comme un mouvement de protection contre l'absorption de trop grosses particules alimentaires, les arcs épineux rapprochés formant une espèce de filtre.

Mais comme nous avons remarqué que plusieurs de ces mouvements précèdent un seul mouvement de déglutition, on peut se demander si ces contractions n'auraient pas aussi un rôle aspirateur, sans que nous ayons pu le démontrer. En fait, il est très possible que ces trois actions existent simultanément et que des expériences ultérieures puissent le démontrer.

2° CULEX PIFIENS Linné 1758

L'armature bucco-pharyngée est sensiblement la même que chez *Culex hortensis* F., aussi ne reviendrons-nous pas sur tous ses détails, vus dans le paragraphe précédent.

La seule différence qui existe est la suivante : les replis chitineux, que l'on retrouve à la base antérieure des arcs chitineux, auprès de l'orifice de la bouche, sont moins nombreux que dans l'espèce précédente. On en compte d'habitude sept à huit, disposés d'arrière en avant. En outre, on peut noter encore une très légère différence : la pièce chitineuse basale qui se trouve juste au-dessus de la bouche est proportionnellement plus courte par rapport à la dimension générale des arcs chitineux. Les épines au centre des arcs ont une longueur moyenne de 70 μ . Un seul arc, en son centre, et vu par transparence, présente pour sa portion de soutien une largeur moyenne de 60 μ . Quant à la musculature et à la disposition générale de l'épipharynx, elles sont absolument identiques à ceux de *Culex hortensis* F.

3° ANOPHELES MACULIPENNIS Meigen 1804

L'armature bucco-pharyngée a été considérée dans les formes suivantes *labranchiae*, *messeae-melanoon* et quelques exemplaires de *fallax*, conservées dans le formol à 5 %, toutes ces larves étant au quatrième stade.

Dans aucune de ces formes nous n'avons trouvé de diffé-

rences notables, permettant de les distinguer par ce seul examen.

Par contre on peut observer des variations de taille très faibles entre ces formes et même quelquefois entre plusieurs exemplaires d'une même forme, si bien qu'il importe d'être très prudent dans l'interprétation qu'il convient d'en donner.



FIG. II. — Coupe longitudinale et légèrement oblique de la tête d'une larve d'*Anopheles maculipennis* au 4^e stade et passant par un arc épineux, dont on constate la position dorsale. Ventralement se trouve la plaque hypopharyngienne.

Les éléments les plus caractéristiques sont les épines des arcs et la base de l'armature à la jonction des arcs.

La disposition générale de l'organe est comparable à celle qui a été décrite chez les *Culex* : muscles, arcs chitineux de soutien, arcs épineux, pièce basale.

La largeur totale du cercle est de 310 à 320 μ environ, sur une larve au quatrième stade normalement développée. Chaque arc latéral a environ 50 μ . Les épines de chaque arc ont,

à leur partie maxima, c'est-à-dire au milieu de cet arc, une longueur moyenne de 40 à 80 μ . L'aspect de ces épines est aussi à considérer, car nous verrons plus loin qu'il est très notablement différent suivant les genres.

Chez l'*Anopheles maculipennis* M., elles sont très petites et très fines ; elles sont coalescentes à leurs bases, sur une hauteur égale à environ les deux tiers de la longueur totale de l'épine. Dans certains cas on observe même une disposition pseudo-dentiforme des épines, au nombre de 4 à 5, se réunissant pour former une seule extrémité libre pointue. Cette pseudo-dent, qui a un aspect plissé, est en réalité facile à dissocier. Cette disposition un peu particulière se rencontre surtout à l'extrémité postérieure des arcs à l'endroit où les épines ont une taille très faible.

Comme chez les *Culex hortensis*, on retrouve une évolution identique aux différents stades larvaires, allant des arcs sans dents de la jeune larve à la forme bien développée que nous venons de décrire. Faisons remarquer que chez la jeune larve au premier stade d'*Anopheles maculipennis* l'arc primitif est proportionnellement aussi grand que chez les larves au quatrième stade, puisqu'on a les dimensions suivantes : largeur totale du cercle chitineux, 75 μ , et largeur maxima de chaque arc latéral, 15 μ .

Ces diverses mensurations font constater déjà des différences de taille très notables avec les deux espèces de *Culex* précédemment étudiées ; mais là ne se bornent pas les divergences, car les plus nettes se remarquent au niveau de la partie basale entre les deux arcs. On peut la décrire ainsi : les arcs épineux présentent, en allant vers la partie la plus antérieure de l'épipharynx des épines de plus en plus petites et qui, surtout, vont présenter un aspect de pointes moins rigides, pour prendre un aspect de poils ; elles viennent alors s'implanter sur une membrane fine et transparente qui relie la base des arcs entre eux. Cette membrane possède toute une série de striations transversales assez irrégulières, coupées de petits plis qui leur sont perpendiculaires ; il s'ensuit la formation d'espaces plus ou moins rectangulaires d'environ 10 μ sur 5 μ de haut. C'est du bord de ces plis que semblent partir les poils qui font suite aux épines des arcs. Ces poils, d'abord très courts sur le bord externe de la membrane, deviennent de plus en plus longs pour atteindre un

maximum au centre même. Leur ensemble forme alors une touffe, qui nous paraît assez variable dans ses dimensions, tant les exemplaires examinés présentent de variations.

En sélectionnant les diverses formes d'*Anopheles maculipennis* récemment décrites, voici les observations que l'on peut faire à propos de chacune d'elles :

Labranchiae Falleroni.

La largeur totale de l'organe est de 270 μ avec 29 μ de moyenne comme largeur de chaque branche à sa partie maxima. La base comporte une touffe de poils généralement peu importante avec comme hauteur maxima 55 à 60 μ au centre de la touffe.

Messeae Falleroni, *melanoon* Hackett.

La largeur totale du cercle chitineux est de 310 μ avec 50 μ pour chaque branche environ. Les épines ont une longueur maxima de 65 à 70 μ . En dehors du chiffre un peu plus grand, qui correspond par ailleurs à une taille plus grande elle aussi de la larve, il n'y a aucune variation morphologique autre.

Maculipennis Meigen.

La largeur totale du cercle chitineux est de 310 à 320 μ avec 50 μ pour chaque arc ; les épines les plus longues ont 70 μ environ. La base est identique à celle de la forme précédente, mais peut-être un peu plus touffue que dans la forme *labranchiae*.

Fallax Roubaud.

Nous n'avons pu examiner que quelques larves d'élevage, aussi donnons-nous des chiffres seulement à titre indicatif et sous réserve d'examens ultérieurs.

La largeur totale du cercle chitineux semble être de 320 à 350 μ avec 50 μ pour chaque branche latérale. La longueur maxima des épines est de 80 μ au centre de l'arc. Quant à la base elle présente une touffe de poils abondante atteignant environ 100 μ de hauteur à son milieu.

Cette description se rapproche donc beaucoup de celle que nous avons donnée pour les deux formes précédentes.

Mais rappelons que ces différences sont infimes, inconstantes et en rapport beaucoup plus probablement avec la taille des individus qu'avec la « race ». Ces différences sont toutes dans l'ordre de la taille et non d'une disposition nettement dissemblable des divers éléments de l'épipharinx.

4° ANOPHELES SACHAROVİ Fav. 1903

Cette espèce, si voisine de l'*Anopheles maculipennis* M., présente une armature semblable à celle de cette dernière espèce et là encore on ne relève que des différences de taille bien minimales.

La largeur générale du cercle chitineux est de 260 à 280 μ avec 40 μ pour chaque arc latéral. Les épines les plus longues ont environ 40 μ au maximum au centre de l'arc. La base est très modérément touffue et ressemble exactement à celle de la forme *labranchiae*.

5° ANOPHELES BIFURCATUS Linné 1758

Là encore l'analogie est grande avec les deux espèces précédentes. La disposition générale est la même, seules les mensurations donnent un élément de différenciation, bien faible il est vrai.

La largeur totale du cercle chitineux est de 290 μ à 40 μ de large pour chaque arc. Les épines ont une longueur maxima de 50 à 65 μ ; plus souvent que chez les larves d'*Anopheles maculipennis* elles ont un aspect dentiforme, bien qu'en réalité on puisse toujours mettre en évidence l'individualité propre de chaque épine. La base membraneuse reliant la terminaison antérieure de chaque arc épineux présente de petits plis d'où partent des poils, qui forment une touffe basale d'environ 20 μ , c'est-à-dire beaucoup plus faible que celle qui a été observée dans les diverses formes de l'*Anopheles maculipennis*, qui viennent d'être passées en revue.

Il peut du reste exister quelques variations locales, c'est ainsi que pour des larves d'*Anopheles bifurcatus* récoltées à la montagne à une altitude de 500 mètres (Piétra-di-Verde), on constate que la largeur totale du cercle chitineux est de 280 μ en moyenne ; il est donc un peu plus petit que pour les exemplaires recueillis à la plaine, à la même époque.

L'armature de l'*Anopheles bifurcatus* se rapproche donc beaucoup de celle des deux espèces précédentes, seules les dimensions varient légèrement.

6° ANOPHELES ALGERIENSIS Theobald 1903

Dans cette espèce on trouve des différences déjà plus sensibles. Les dimensions sont les suivantes : la largeur totale et maxima du cercle chitineux est de 300 μ avec une largeur de 50 μ pour les branches latérales. Les épines ont une longueur maxima de 40 à 50 μ au centre de l'arc. Elles sont toujours très fines et nettement séparées les unes des autres ne prenant jamais un pseudo-aspect dentiforme, comme nous l'avons vu faire dans les espèces précédentes sur certains exemplaires, cependant à l'extrémité la plus antérieure de l'arc on peut trouver une ébauche de cet aspect particulier.

Mais c'est surtout la base de l'armature qui est la plus caractéristique. Les plis de la membrane de réunion des arcs présente des plis transversaux peu apparents et jamais de plis verticaux ; les épines des arcs diminuent en approchant de cette lame chitineuse et sont remplacées à son niveau par de fines soies de 10 à 15 μ environ au maximum. Ces soies semblent présenter à leur base un petit renflement chitineux très réfringent sur les préparations fraîches et qui est peut-être un simple petit repli de la membrane.

Nous constatons donc dans cette espèce une morphologie nettement différenciée de la base de l'armature bien qu'elle soit du même type à « touffe » que chez les autres larves d'*Anopheles*.

7° THEOBALDIA ANNULATA Schrank 1770

Dans cette espèce et le genre auquel il appartient, nous semble-t-il, les dispositions de l'armature sont nettement différentes de ce qui a été trouvé chez les *Culex* et les *Anopheles*.

La largeur totale du cercle chitineux est de 450 μ environ, avec une largeur de 100 μ pour chaque arc latéral. Les épines dentiformes ont une longueur maxima de 95 μ au milieu de chaque arc. La base membraneuse qui relie les arcs a la disposition suivante : les épines dentiformes des arcs, en se rapprochant de la base antérieure deviennent de plus en plus petites, en même temps qu'elles perdent cet aspect dentiforme pour devenir nettement indépendantes ;

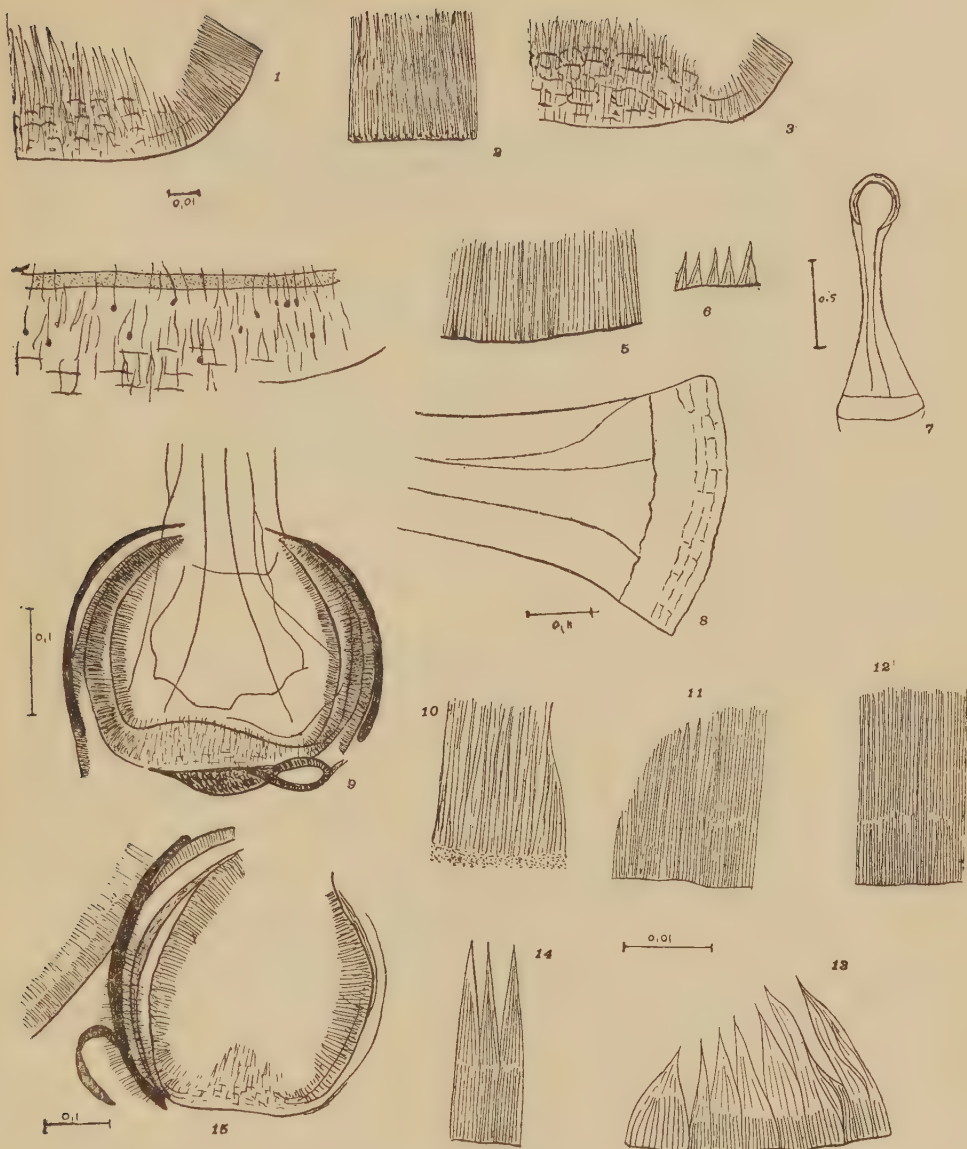


FIG. III. — Larve d'*Anopheles maculipennis* forme *fallax*: 1. Base des arcs avec touffe de poils. — 2. Epines d'un arc. Larve d'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*: 3. Base des arcs avec touffe de poils. — 9. Ensemble des arcs chitineux et de la base. — 10. Epines d'un arc. Larve d'*Anopheles algeriensis*: 4. Base avec peu de poils. — 5 et 6. Epines d'un arc. — 7. Ensemble de l'armature bucco-pharyngée et de l'intima chitineuse de l'intestin antérieure. — 8. Ornementation de l'intima chitineuse au niveau du proventricule. — 11. Epines d'un arc chez une larve de *Culex pipiens*. — 12. Epines d'un arc chez une larve de *Culex hortensis*. — 13 et 14. Epines d'un arc chez une larve de *Theobaldia annulata*.

elles viennent alors s'implanter sur la membrane qui présente un aspect en damier très irrégulier, dû à des plis perpendiculaires les uns aux autres, qui la sillonnent; ces épines, de rigides, prennent un aspect de poils d'abord petits sur le bord externe de la membrane, puis ils ne tardent pas à s'allonger pour atteindre rapidement un maximum dès le tiers de cette membrane; ils ont $80\ \mu$ en moyenne, ils se disposent en 6 ou 7 mèches principales, donnant un aspect de flammes. Ces grands poils semblent partir uniquement de la partie la plus postérieure de la membrane, en effet, sur sa partie la plus antérieure les poils sont très courts, comme sur ses bords, peut-être s'agit-il de poils de remplacement.

L'étude des arcs chitineux montre des différences encore plus nettes et caractéristiques, dont nous avons déjà trouvé une ébauche chez certains anophèles: la formation en pseudo-dents.

En effet, les épines des larves de *Theobaldia annulata* sont en général coalescentes et forment par leur réunion intime de véritables dents. Ces dents présentent, au centre des arcs, une base de $35\ \mu$ en moyenne, sur le tiers de la hauteur, elles ont 5 à 6 plis parallèles, puis ces plis se rapprochent et la forme de dent devient très nette. Dans certains cas nous avons même cru remarquer un aspect canaliculé de la dent par replis, cette conformation se remarquerait surtout aux extrémités antérieures des arcs.

L'ensemble du système épineux donne par conséquent une impression de plus grande rigidité que dans les espèces précédentes. Le rôle mécanique pourra donc être plus efficace, semble-t-il.

8° THEOBALDIA LONGEAREOLATA Macquart 1838

Cette espèce se rapproche énormément de la précédente, quant à l'armature. Par contre, les dimensions sont très variables suivant les exemplaires de cette espèce, aussi nous est-il très difficile de donner des dimensions. Bornons-nous à remarquer l'identité de structure des deux espèces.

B. — Evolution de l'armature bucco-pharyngée aux différents stades larvaires

Cette évolution étant sensiblement la même chez les larves des diverses espèces qui ont été étudiées, on prendra comme type d'évolution celle que l'on peut facilement suivre chez les larves de *Culex hortensis* F. aux différents stades.

D'une façon générale, on peut dire que l'épipharynx existe aux différents stades avec des dimensions proportionnellement identiques vu la taille de la larve, les variations ne vont porter que sur sa complexité de plus en plus grande.

1° LARVE AU PREMIER STADE

Chez la jeune larve qui vient d'éclore, la pièce épipharyngienne se compose essentiellement de deux arcs chitineux situés juste à la base de la lèvre supérieure. Ces deux arcs sont réunis à leur base par une mince membrane chitineuse; de plus, les deux branches sont jointes l'une à l'autre transversalement par une lame chitineuse transparente, qui forme avec eux le plafond du pharynx, comme chez les larves plus développées. La seule différence qui existe tient essentiellement à l'absence d'ornementation : les arcs semblent entièrement lisses ainsi que les membranes.

Quant à l'orientation générale, elle ne diffère en rien de celle décrite dans l'étude précédente : incliné d'avant en arrière et de bas en haut, concavité inférieure des arcs latéraux et concavité générale supérieure de toute la pièce.

2° LARVE AU DEUXIÈME STADE

La disposition reste la même, nous n'y reviendrons pas, mais les ornements commencent à apparaître.

Chaque arc montre latéralement la présence très distincte de trois rangées de petites épines plus ou moins développées, elles sont très fines et n'ont guère plus de 5 μ de haut.

Ce sont les ébauches des épines que nous avons vues précédemment.

3° LARVE AU TROISIÈME STADE

Ces petites épines évoluent très rapidement puisqu'au troisième stade, elles ont un aspect presque définitif.

Elles se sont d'abord individualisées en formant trois feuillets bien distincts (et peut-être plus sur certains exemplaires). Ces feuillets, qui sont déjà les arcs chitineux épineux, mais un peu moins épais, sont situés sous la lame chitineuse qui relie entre eux les arcs de soutien qui sont nettement formés. Les épines mesurent alors environ 23 μ au maximum à la partie moyenne des arcs, elles sont assez rigides et présentent parfois un pseudo-aspect dentiforme. Ces arcs se terminent en pointe mousse; à la partie antérieure ils sont reliés par la pièce basale et la membrane chitineuse, qui présente des plis rudimentaires.

En résumé, la larve au troisième stade a déjà une armature complète, qui ne diffère que par la taille de celui de la larve au quatrième stade.

4° LARVE AU QUATRIÈME STADE

Nous avons déjà vu son organisation en détail, nous n'y reviendrons pas ici.

5° NYMPHE

Bien que cela sorte un peu de la limite que nous nous étions fixée : étude du tube digestif des larves, nous croyons qu'il est utile d'essayer de voir ce que devient cette pièce si peu étudiée, chez la nymphe.

Pour cela, nous nous sommes servi des mues nymphales et d'individus disséqués.

L'épipharynx forme alors une pièce allongée antérieurement avec à sa base une plaque chitineuse en forme de cercle sur laquelle on voit un épaissement chitineux avec de nombreux plis.

C'est peut-être ce qui reste du cercle pharyngien de la larve tandis que la pièce piqueuse allongée n'est peut-être que le développement de la pièce basale ; mais nous ne pou-

vons l'affirmer, car il nous a été impossible de suivre entièrement cette évolution.

Ses équivalents chez l'adulte sont bien connus, quant à l'épipharynx lui-même, toutefois les formations chitineu-

*Caractères distinctifs de l'armature bucco-pharyngée
des larves au quatrième stade de diverses espèces*

ESPÈCES	BASE ANTÉRIEURE	ÉPINES
<i>A. bifurcatus</i> :	Touffe de poils peu	Séparées.
Plaine.	abondants.	
Montagne.	id.	id.
<i>A. maculipennis</i>	Touffe de poils.	Séparées.
Type.		
<i>Messeae.</i>	id.	id.
<i>Labranchiae.</i>	id.	id.
<i>Fallax.</i>	id.	id.
<i>A. sacharovi.</i>	id.	id.
<i>A. algeriensis.</i>	Poils courts et peu nombreux.	Fines et séparées.
<i>Th. annulata.</i>	Touffe de poils en flammes.	Dentiformes par réunion.
<i>Th. longearcolata.</i>	id.	id.
<i>C. hortensis.</i>	Plis chitineux.	Fines et séparées.
<i>C. pipiens.</i>	Plis chitineux laté- raux.	Fines et séparées.

ses pharyngiennes décrites par SINTON et COVELL (1927), COVELL et BARRAUD (1927), BARRAUD (1934) chez les *Culicidae* adultes des Indes, pourraient bien n'être qu'un reste de la partie postérieure, si développée et si bien armée de la larve.

Tableau donnant les dimensions de l'épipharynx d'une larve
au quatrième stade

ESPÈCES	LARGEUR TOTALE DU CERCLE	LARGEUR MAXIMA D'UNE BRANCHE	LONGUEUR MAXIMA D'UNE ÉPINE
<i>A. bifurcatus</i> :			
Plaine.	290 μ	40-45 μ	50-65 μ
Montagne.	280 μ	40-45 μ	65 μ
<i>A. maculipennis</i>			
Type.	350 μ	40-45 μ	65 μ
<i>Messeae</i> .	310 μ	50 μ	70 μ
<i>Labranchiae</i> .	270 μ	39-45 μ	40-45 μ
<i>Fallax</i> .	320-350 μ	50 μ	80 μ
<i>A. sacharovi</i> .	270 μ	40 μ	40-45 μ
<i>A. algeriensis</i> .	300 μ	50 μ	40-45 μ
<i>Th. annulata</i> .	450 μ	100 μ	95-120 μ
<i>C. hortensis</i> .	260 μ	50 μ	55 μ
<i>C. pipiens</i> .	260 μ	60 μ	50-70 μ

CHAPITRE II

INTESTIN

A. — Intestin antérieur

Dans le premier chapitre on a étudié l'armature bucco-pharyngé. On a vu qu'à elle seule, elle forme la paroi dorsale du pharynx ou plafond, aussi passerons-nous très rapidement sur cette région mal délimitée de l'intestin antérieur.

1° PHARYNX

Sa forme générale est celle d'un entonnoir à base antérieure et que l'on aurait déprimé assez fortement, suivant une ligne médiane à sa partie supérieure. Sa forme est donc semblable à celle qui a été décrite depuis longtemps chez presque tous les insectes en particulier par BORDAS (1902, 1904) chez certains lépidoptères, chez les larves d'*Arctiidae*, etc. Son plafond est formé par l'épipharynx, son plancher par l'hypopharynx, la membrane chitineuse supérieure lui appartenant probablement en propre plutôt qu'au système des pièces buccales. En effet, l'intima chitineuse de l'œsophage lui fait suite insensiblement à la partie la plus postérieure ; sur les côtés elle s'insère sur les renforcements chitineux latéraux faisant en réalité suite directe, là encore, avec la membrane, constituant le plafond du pharynx.

Les glandes salivaires débouchent, comme nous l'avons vu au début du pharynx et non au début de l'œsophage, que l'on décrit souvent comme première portion du tube digestif.

2° ŒSOPHAGE

Nous nommons œsophage la partie de l'intestin antérieur débutant à la partie la plus postérieure des arcs chitineux épipharyngiens et se terminant au niveau où l'intima chitineuse de l'œsophage fait place à la membrane pérित्रophique.

La description comprend donc : la partie libre de l'œsophage et la partie proventriculaire, que l'on pourrait décrire avec l'intestin moyen si l'on acceptait une délimitation anatomique, mais que l'on est obligé de décrire avec l'intestin antérieur si l'on tient compte plutôt de l'histologie de la muqueuse.

Pour la facilité de la description, le proventricule sera décrit à part, puisqu'il est composé à la fois par une muqueuse de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen.

Partie libre de l'œsophage.

Chez les larves au quatrième stade d'*Anopheles maculipennis* et d'*Anopheles bifurcatus* la disposition anatomique et la constitution histologique étant la même, il sera fait une description unique.

La longueur moyenne de l'œsophage est de 0 mm. 4 à 0 mm. 5 suivant la grosseur des larves examinées. C'est un organe relativement long et assez mobile. Le diamètre en est très variable, suivant qu'il est vide ou non, il est en moyenne de 0 mm. 1, si les muscles n'en sont pas contractés.

Sur une coupe transversale, on voit, en partant de l'extérieur vers l'intérieur, d'abord une couche assez épaisse de fibres musculaires circulaires. Cette couche se retrouve sur toute la longueur de l'œsophage, mais avec une différence suivant le niveau, c'est ainsi que les fibres sont condensées au maximum au niveau de l'entrée de l'œsophage libre dans la région proventriculaire. On trouve aussi quelques fibres longitudinales, très minces, croisant, perpendiculairement, ces fibres circulaires. Cette disposition décrite chez d'autres insectes en particulier par BORDAS (1904) chez *Hyrophilus piceus* et *Hydrophilus caraboides*, fut revue par THOMPSON (1905) chez les *Culicidae*, par contre elle ne fut pas retrouvée par DE BOISSEZON chez la larve de *Culex pipiens* (1930). Elle existe donc aussi chez les larves d'*Anopheles maculipennis* et d'*Anopheles bifurcatus*.

Cette disposition peut être mise en évidence par une dissection fine de pièces formolées ou par des coupes. Certaines de ces fibres accompagnent même les tractus conjonctifs qui relient l'extrémité antérieure du proventricule à la gaine œsophagienne, ils provoquent sur les pièces disséquées à frais l'ascension du proventricule le long de la partie terminale de l'œsophage libre.

Malgré leur existence, leur action doit être bien faible et le terme de dilatateurs de l'œsophage qui leur fut donné par THOMPSON semble excessif, nous croyons qu'ils jouent plutôt un rôle dans la sustentation du proventricule, qui, vu la force de la progression des aliments, imprimée par les muscles circulaires de l'œsophage, doit résister à une tendance à la dévagination dans le sens de l'estomac.

En effet, si on examine à frais une larve au quatrième stade vivante en prenant soin de ne pas la traumatiser, on observe très facilement l'action des muscles circulaires tout le long de l'œsophage. Après deux ou trois contractions de l'armature bucco-pharyngée, les aliments s'engagent dans l'œsophage, ils sont aussitôt refoulés plus loin par une contraction violente des fibres circulaires, immédiatement sus-jacentes ; cette contraction qui se transmet de proche en proche, conduit les aliments jusqu'à l'estomac, en tendant le proventricule ; par contre, nous n'avons jamais vu de mouvements de dilatation. Cette onde contractile se propage de bout en bout en moins d'une demi-seconde, les aliments ne séjournent pas dans l'œsophage. Aussi après une mince basale, constate-t-on la présence d'une muqueuse peu développée. Les cellules qui la composent sont plates avec un noyau allongé ; le protoplasma ne présente aucune ébauche de plateau en brosse. Enfin à la partie la plus interne de la coupe on a une forte couche chitineuse, faisant suite à la membrane chitineuse pharyngienne. Elle protège la muqueuse contre les aliments et les autres particules solides ingérées incessamment par la larve. Comme d'autre part nous avons signalé avec quelle violence ces matières étaient expulsées vers l'intestin moyen, on comprend que sans cette couche chitineuse protectrice, la muqueuse ne tarderait pas à présenter de nombreuses excoriations. L'aspect général de l'œsophage sur les coupes transversales est soit arrondi, soit légèrement applati. Les tuniques musculaires sont disposées

très régulièrement, tandis que la muqueuse et la sous-muqueuse présentent d'une façon régulière quatre plis importants longitudinaux. Ces replis s'avancent d'environ $20\ \mu$ dans la lumière de l'œsophage ; ils sont disposés deux par deux sur les parois latérales, dans le cas où l'intestin antérieur est aplati sur les côtés. En plus de ces 4 plis principaux on remarque un pli accessoire, dorsal. Ce repli est très souvent rudimentaire, principalement chez les larves d'*Anopheles bifurcatus* L. ; d'autres fois, il est aussi développé que les plis principaux, cette forme se trouve surtout chez les larves d'*Anopheles maculipennis*. Dans ce cas, on a en coupe une espèce d'étoile à cinq branches, dont le centre serait celui de la lumière intestinale.

L'intima chitineuse est irrégulière et elle suit, plus ou moins fidèlement, les replis de la muqueuse ; elle est donc plissée longitudinalement, mais elle ne présente jamais d'ornementations dans les deux espèces que nous étudions.

Chez les larves au quatrième stade de *Theobaldia annulata* S., la disposition est la même ; seules les dimensions varient. La longueur totale de l'œsophage est d'environ 0 mm. 9 et son diamètre de 0 mm. 25. La seule remarque que l'on puisse faire est la suivante : la muqueuse est régulièrement plissée et on observe toujours cinq replis. Cependant quelquefois le repli dorsal est plus petit que les autres, mais il n'est jamais rudimentaire comme chez les *Anopheles*.

Le proventricule devrait être étudié avec l'intestin moyen, mais, comme nous l'avons dit, il semble préférable de l'étudier à part puisqu'il a une portion très importante de sa muqueuse qui est œsophagienne.

Prenons comme type de description le proventricule de la larve au quatrième stade de l'*Anopheles maculipennis* M.

Sa longueur est d'environ $200\ \mu$ sur $170\ \mu$ de large. Ces dimensions sont très variables, non seulement suivant la grosseur de la larve, mais encore suivant qu'il y a eu fixation ou non.

B. — Proventricule

Le proventricule forme un manchon court, autour de l'œsophage, qu'il emprisonne. Il est constitué de deux cylin-

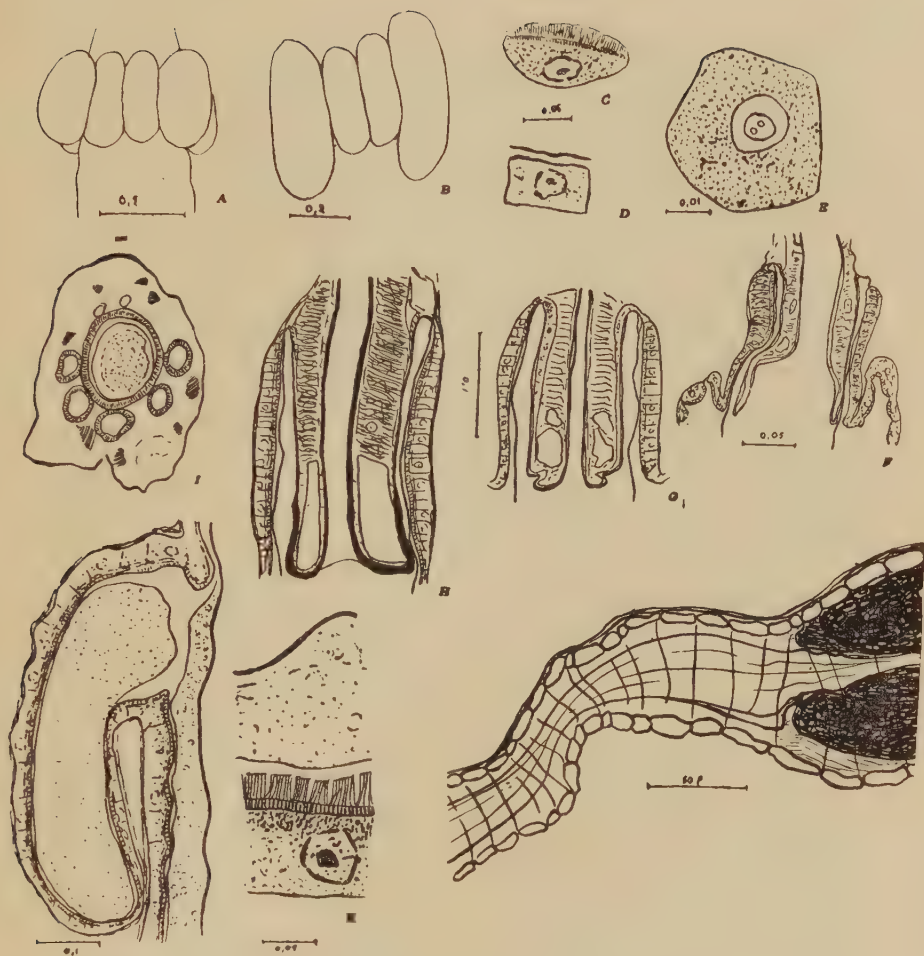


FIG. IV. — A. Cæcum digestif de *Theobaldia annulata*. — B. Cæcum digestif d'*Anopheles bifurcatus*, dans sa forme irrégulière. — C. Cellule du cæcum. — D. Cellule de l'œsophage. — E. Cellule du cæcum après formol à 5 %. — F. Proventricule d'une jeune larve d'*Anopheles maculipennis* avec sinus réduits. — G. Proventricule d'une larve au 4^e stade d'*Anopheles maculipennis*. — H. Proventricule d'une larve au 4^e stade de *Theobaldia annulata*. — I. Coupe inférieure au niveau des cæcums d'une larve d'*Anopheles maculipennis*. — J. Coupe d'un cæcum de *Theobaldia annulata*. — K. Coupe demi-schématique de l'intestin moyen avec une cellule de la muqueuse et son plateau en brosse ; la membrane de protection et la membrane péritrophique. — L. Dissection à frais de l'intestin postérieur de *Theobaldia annulata*, passage du gros intestin au rectum.

dres emboîtés l'un dans l'autre, par suite de la pénétration de l'œsophage dans l'intestin moyen, comme nous l'avons déjà brièvement indiqué.

Ce proventricule a une constitution semblable à celle que l'on rencontre chez de très nombreux insectes.

Il comprend les éléments suivants :

La partie la plus interne fait suite directement à la portion libre de l'œsophage, dont la constitution est en tous points identique, intima chitineuse, muqueuse à cellules aplaties, basale, seule la musculieuse n'accompagne ces tuniques que jusqu'au sinus. Cette portion œsophagienne se replie alors et remonte vers le fond du proventricule, sa muqueuse s'aplatissant de plus en plus, l'intima chitineuse la suit jusqu'au fond de l'invagination où elle va faire place à la membrane péritrophique. Cette intima chitineuse, chez *Anopheles maculipennis* n'a jamais semblé présenter d'épaississement au niveau des sinus. En effet, entre les deux basales œsophagiennes et à la partie la plus postérieure, des tractus fibreux délimitent des sinus, au nombre de deux ou trois assez semblables à ceux vus par RACHKE (1888) chez *Culex nemorosus* et plus grands que ceux décrits par DE BOISSEZON (1930) chez *Culex pipiens*.

Le proventricule à sa partie supérieure est relié à la partie libre de l'œsophage par un tractus fibreux et aussi par les fibres longitudinales, prolongement et aboutissement de celles que l'on trouve dans la tunique œsophagienne ; ces fibres musculaires proventriculaires vont ensuite se prolonger jusqu'aux cæcums gastriques sous-jacents.

A cette partie supérieure du proventricule, au niveau de laquelle s'insèrent ces fibres musculaires, la muqueuse prend un aspect différent : les cellules deviennent plus épaisses et le protoplasma granuleux, elles n'ont déjà plus l'aspect œsophagien. C'est à ce niveau que cesse l'intima chitineuse œsophagienne et que commence la membrane péritrophique. Cette membrane paraît naître surtout des cellules du type intestinal, qui sont au fond du proventricule. Elle se forme suivant le mode mis en lumière par AUBERTOT chez de nombreuses larves et en particulier chez *Eristalis tenax* (1932) et chez *Ecculex vexans* (1934). A ce niveau la muqueuse intestinale devient typique. Si on l'observe sur des coupes, on voit qu'elle est composée de cellules rectangulaires, plus

hautes que larges. Leurs dimensions sont les suivantes : $20\ \mu$ de haut pour $7\ \mu$ de large, leur noyau est assez régulièrement rond ou légèrement ovalaire, il est volumineux et occupe environ le tiers de la cellule et possède un ou deux grains de chromatine centrale, très volumineux. Le protoplasma cellulaire est caractéristique et rappelle déjà celui des cæcums gastriques, il comprend deux zones bien distinctes, l'une granuleuse formant la majeure partie de la cellule et située contre la basale, l'autre beaucoup plus mince, donnant dans la lumière proventriculaire ; cette partie se compose d'un plateau en brosse très important atteignant $3\ \mu$, en dessous de lui on remarque dans le protoplasma sa base d'implantation, sur une profondeur de $1\ \mu$. Cette disposition décrite chez d'autres insectes par VAN GEHUCHTEN (1890) et qui a été retrouvée chez la larve de *Culex pipiens* par DE BOISSEZON (1930), et celle d'*Ecculex vexans* par AUBERTOT (1934), est identique dans toutes les espèces et genres que nous avons étudiés : *Anopheles maculipennis* et ses diverses formes, *Anopheles sacharovi*, *Anopheles bifurcatus* et *Theobaldia annulata*. Signalons aussi en dessous de la basale, la couche musculaire dont nous avons parlé précédemment. Chez *Anopheles maculipennis* on remarque, à la base libre du proventricule, que la muqueuse fait un repli dirigé vers l'intérieur et qu'on ne retrouve guère dans les autres espèces.

Chez la larve au quatrième stade d'*Anopheles bifurcatus* le proventricule est semblable, en dehors de l'absence de ces deux petits replis de la base. La longueur moyenne de cet organe, chez une larve normalement développée, est de $170\ \mu$ environ. Dans cette espèce l'intima chitineuse ne présente aucun ornement et pas de renflements.

Avant de passer à l'étude d'un autre genre, il convient de faire remarquer que dans certaines espèces d'*Anopheles* on trouve cependant sur cette intima une ornementation rudimentaire, c'est le cas des larves d'*Anopheles algeriensis* sur lesquelles nous avons pu mettre en évidence au niveau du repli proventriculaire une série de plis longitudinaux s'entrecroisant avec de petites lignes chitineuses perpendiculaires et formant un ensemble de rectangles caractéristiques, comme on peut le voir sur la figure ; cette formation est à rapprocher, bien que très rudimentaire, des ornementations du cardia des larves de *Simulium* telles qu'elles ont été décrites par PURI (1925) pour des espèces des Indes.

Chez les larves au quatrième stade de *Theobaldia annulata* l'anatomie suit les mêmes grandes lignes, par contre la taille est nettement supérieure, le proventricule mesure en moyenne $320\ \mu$ de large sur $180\ \mu$ de haut, c'est donc un organe court et trapu. Quelques caractères assez marqués le distinguent cependant. Le sinus est très vaste et toujours unique, il occupe souvent plus du tiers du repli œsophagien, il est par conséquent plus développé que chez les *Anopheles*, où en outre il est souvent subdivisé par des tracts fibreux. De plus la membrane chitineuse est beaucoup plus épaisse, principalement au niveau du repli de l'œsophage, sur une assez grande longueur qui est de $60\ \mu$ environ ; ensuite elle redevient très mince et se termine au fond du cul-de-sac au moment où la membrane péritrophique prend naissance. Cette conformation semble intermédiaire entre l'épaississement strictement localisé chez les larves de chironomes (VIGNON 1901), chez les glossines (WIGGLESWORTH 1930), chez de nombreuses autres larves de némocères (AUBERTOT 1934) et la membrane chitineuse sans aucun épaississement que l'on trouve dans de nombreuses autres espèces et en particulier chez les larves d'anophèles, qui viennent d'être décrites.

En résumé, l'anatomie comparée de ces trois espèces montre une grande analogie et ces espèces ne sont différenciées que par les détails minimes que nous avons signalés. Quant aux différences de taille elles sont en rapport avec la dimension de la larve, pouvant, par conséquent, varier dans la même espèce. Cette disposition proventriculaire se retrouve à tous les stades larvaires ; la taille est inférieure, mais toujours proportionnelle à celle de la larve. Un seul point est intéressant à signaler, c'est le peu d'importance des sinus, que nous avons trouvés, chez les jeunes larves d'*Anopheles*, les deux feuillets œsophagiens semblant soudés presque complètement l'un à l'autre. Cependant la membrane péritrophique est bien développée et très régulièrement moulée en cylindre dans l'intestin moyen. En outre, rappelons qu'il n'existe pas dans cette espèce d'épaississement du bord interne chitineux. Ces faits viennent confirmer les vues d'AUBERTOT (1934) suivant lesquelles le proventricule ne fonctionnerait pas à la manière d'un laminoir, ni d'une presse comme VIGNON puis WIGGLESWORTH l'ont décrit, puisque chez la jeune larve d'*Anopheles muculipennis* la mem-

brane péritrophique est normalement moulée en l'absence d'organes rigides ou de pression.

Avant de passer à la description de l'intestin moyen il faut noter un aspect particulier que l'on trouve quelquefois chez les larves au quatrième stade, près de la nymphose : c'est une sorte de dévagination du proventricule, que l'on peut observer sur certaines coupes ; la paroi à cellules en brosse tendant à se présenter librement dans la lumière intestinale. Cette dévagination se rapproche déjà de ce que l'on va trouver chez l'adulte ; mais il faut se demander si cet aspect n'est pas dû en partie aux tiraillements subis par la larve, aussi n'insisterons-nous pas sur sa description.

C. — Intestin moyen

Il comprend les cæcums digestifs et l'estomac ou intestin moyen proprement dit.

1° CÆCUMS DIGESTIFS

Ces cæcums décrits d'abord par RASCHKE (1888) chez *Culex nemorosus* et revus depuis par de nombreux auteurs chez divers *Culicidae*, forment peut-être, morphologiquement, un des éléments les plus variables du tube digestif. C'est là un fait sur lequel il faut insister et que l'on met en évidence mieux par la dissection de pièces formolées que sur les coupes.

Chez les larves de *Theobaldia annulata*, ils sont au nombre de huit et atteignent une taille très approximative de 600 μ . Cette taille est essentiellement variable chez des individus pourtant de même longueur et, en plus, tous les cæcums de la même larve peuvent ne pas être égaux.

Par contre la structure histologique est toujours identique, c'est celle de toutes les autres larves de *Culicidae*. Elle est caractérisée surtout par sa muqueuse à cellules à bordure en brosse, de type intestinal, mais plus arrondies et présentant, de face, un aspect polygonal avec un gros noyau possédant un ou deux caryosomes centraux volumineux.

Chez *Anopheles maculipennis* et *Anopheles bifurcatus* la

structure est la même. Par contre les deux cæcums dorsaux et les deux cæcums ventraux sont souvent plus petits que les cæcums latéraux. Souvent même les deux cæcums ventraux sont rudimentaires. Il s'en suit que sur des coupes transversales, faites vers la partie inférieure des cæcums, on pourrait penser qu'il en existe deux de moins.

Si on observe une larve vivante par transparence on constate que ces cæcums sont animés de mouvements fréquents d'évacuation et de réplétion, ces mouvements ne sont pas forcément coordonnés, un cæcum pouvant entrer en mouvement avant les autres. Ces mouvements sont relativement lents et contrastent avec les mouvements violents et brusques de la déglutition, dont ils sont du reste totalement indépendants. La faible tunique musculaire qui les commande explique leur peu de violence et nous ne pensons pas qu'ils jouent le rôle primordial dans l'aspiration des aliments. Ils donnent plutôt l'impression de brassage. L'intérieur des cæcums est en effet toujours rempli d'une masse inorganisée, soumise, d'après les dernières recherches, à l'action de la digestion. Cette muqueuse est la seule de tout le tube digestif à ne pas être recouverte directement d'une couche de chitine. Cependant elle est protégée des aliments solides par la membrane péritrophique qui passe devant l'ouverture des cæcums et aussi, déjà, par une autre formation que nous allons retrouver dans l'estomac. Cette ouverture de chaque cæcum est située dans son tiers supérieur à une hauteur assez variable. Elle est constituée, soit par un canalicule toujours très court, soit par un abouchement direct et beaucoup plus vaste du cæcum lui-même dans la lumière de l'estomac, cette dernière disposition se rencontre principalement chez les larves de *Theobaldia annulata*. Chez *Anopheles maculipennis* et *Anopheles bifurcatus* on observe plutôt de petits canalicules comme chez *Culex pipiens* et *Culex hortensis*.

2° ESTOMAC OU INTESTIN MOYEN PROPREMENT DIT

L'intestin moyen proprement dit est rectiligne. Il s'étend de l'entrée des cæcums dans l'intestin, jusqu'à l'abouchement des tubes de Malpighi. Dans les trois espèces étudiées il est rigoureusement identique. Seule sa longueur varie, il

est impossible d'y trouver aucun caractère différentiel, aussi passerons-nous rapidement sur son étude. Pour des larves normalement constituées, nous avons les dimensions suivantes :

Anopheles maculipennis : longueur : 4 mm. 5; largeur : 300 à 400 μ .

Anopheles bifurcatus : longueur : 4 mm. 5; largeur : 300 à 400 μ .

Theobaldia annulata : longueur : 5 mm.; largeur : 420 μ .

Ces dimensions varient suivant les individus et d'après leur taille, qui, dans les élevages, dépend de la nourriture. Dans les trois espèces étudiées sur une coupe transversale on trouve en allant de l'intérieur vers l'extérieur : d'abord la membrane péritrophique, elle est cylindrique, très régulière et toujours rigoureusement lisse, sans aucune ornementation. Si au lieu de l'observer en coupe, on l'arrache sur du matériel frais, on constate qu'elle est rigoureusement cylindrique jusqu'au pylore ; les quelques plis qu'elle peut quelquefois présenter vers la partie postérieure de l'estomac étant uniquement dus à ce que la lumière intestinale est réduite par les contractions musculaires, ces plis disparaissant avec elles.

Sous cette membrane péritrophique, qui vient du fond du proventricule, comme chez toutes les autres larves de diptères piqueurs étudiées par DE BOISSEZON (1930), AUBERTOT (1934), on trouve une formation plus épaisse qui ne résiste pas à la plupart des agents attaquant la chitine. Chez les larves de *Theobaldia annulata*, elle est très facilement mise en évidence, particulièrement sur les coupes colorées au Mann, qui lui donne une teinte bleue, tandis que le magma inorganisé à l'intérieur des cœcums se colore en rose. Elle ne semble pas présenter un aspect feuilleté comme KARAWIEW (1899) l'a trouvé chez la larve de *Myrmica*, ni un aspect gélatineux comme de BOISSEZON l'a vu chez *Culex pipiens* ; elle nous paraît plutôt vacuolaire et muqueuse, comme une substance de déchet. Son origine a été diversement interprétée par les auteurs. A ce sujet il faut faire remarquer qu'on la trouve déjà devant l'ouverture des cœcums digestifs, elle semble donc commencer dès la fin du proventricule, elle pourrait par conséquent bien être déjà le produit des cellules en brosse de ce proventricule; qu'elle

en soit une mue ou une sécrétion. Il faut en effet remarquer que cette membrane n'existe que là où il y a des cellules en brosse et qu'elle n'existe, tout au moins indépendante, que jusqu'au pylore.

Sous cette membrane molle on trouve la muqueuse. Si on se borne à en faire une étude rapide on constate que, toutes les cellules ont le même caractère, alors qu'en réalité on peut les diviser en secrétante et d'absorption. Elles sont polygonales comme celles des cæcums. En coupe elles sont régulièrement rectangulaires ou carrées. Les dimensions varient suivant les espèces :

Theobaldia annulata : hauteur, 50 μ .

Anopheles maculipennis et *Anopheles bifurcatus* : hauteur, 30 μ .

Leur constitution est par contre la même et identique à celle des cæcums ; d'abord un plateau en brosse légèrement plus court que celui des cæcums, puis une base d'implantation protoplasmique de ce plateau ; enfin un protoplasma, qu'on peut diviser en deux régions, l'une granuleuse, l'autre non. Le noyau gros est central avec un caryosome volumineux. Cette muqueuse est lisse et il nous a été impossible de mettre en évidence aucune villosité, même à la partie postérieure de l'estomac, tant chez les *Anopheles*, que chez *Theobaldia annulata*.

Derrière la muqueuse, où l'on trouve encore quelques cellules de remplacement, on constate l'existence d'une mince basale qui sépare la muqueuse de la musculieuse. Cette musculieuse est formée de fibres circulaires lâches assez éloignées les unes des autres sur presque toute la longueur de l'estomac, elles sont croisées par des fibres longitudinales minces et très espacées ; des tractus conjonctifs frêles les relient. L'estomac est ainsi entouré par les mailles de ce filet musculaire. Chez *Theobaldia annulata* les fibres musculaires circulaires se condensent vers le pylore pour lui former un véritable sphincter supérieur à l'abouchement des tubes de Malpighi. Nous verrons que chez *Anopheles maculipennis* et *Anopheles bifurcatus* cette condensation musculaire est plus localisée.

En résumé, l'intestin moyen montre une grande homogénéité dans les trois espèces ; sa constitution intime est la même, seules les dimensions diffèrent et quelques détails insignifiants.

D. — Intestin postérieur

Il comprend le pylore, l'intestin grêle et le gros intestin qui se prolonge par le rectum.

1° PYLORE

C'est la région située au niveau de l'abouchement des tubes de Malpighi dans l'intestin. A son niveau cesse la membrane secondaire qui recouvrait la muqueuse de l'estomac alors que la membrane péritrophique se continue dans l'intestin postérieur avec des modifications plus ou moins importantes.

Chez la larve au quatrième stade de *Theobaldia annulata*, la muqueuse de l'intestin moyen décroît brusquement au niveau de la valvule pylorique ; elle devient alors très aplatie avec des cellules longues au noyau allongé et sans bordure en brosse. Par contre la sous-muqueuse se prolonge insensiblement jusqu'à ce qu'elle se transforme, d'une façon importante, dans l'intestin grêle. Enfin, comme nous l'avons signalé plus haut, la musculieuse voit ses fibres circulaires se condenser en un anneau musculaire de 90 μ environ, agissant à l'entrée des tubes de Malpighi dans l'intestin, puis insensiblement elle se prolonge à l'intestin postérieur. Nous n'avons pas mis en évidence de frange de la muqueuse, pendant dans la lumière intestinale ; tout au plus la voit-on, quelquefois, légèrement plissée.

Chez les larves d'*Anopheles maculipennis*, la muqueuse s'aplatit beaucoup plus progressivement. Quant à la musculieuse, elle présente un muscle circulaire très net au niveau même où les cellules perdent leur caractère de l'intestin moyen, c'est un sphincter pylorique puissant. Pas plus que chez *Theobaldia annulata* on ne voit, bien développée, de frange de la muqueuse.

Chez *Anopheles bifurcatus*, c'est encore la même disposition générale ; les muscles circulaires semblent seulement un peu moins condensés que dans l'espèce précédente.

2° INTESTIN GRÊLE

Au pylore fait suite l'intestin grêle. En dissection il présente les caractères généraux suivants : c'est un tube très musculeux et sinueux.

Chez la larve de *Theobaldia annulata* examinée en coupe, on trouve, d'abord la membrane péritrophique ; elle paraît très épaisse, ce qui est peut-être dû à sa compression par la musculature puissante de l'intestin grêle, ou à l'adjonction d'autres couches provenant d'une sécrétion de l'intestin moyen ; il faut en effet faire observer que la membrane de nature indéterminée que l'on trouve recouvrant toute la muqueuse de l'intestin moyen, disparaît au niveau du pylore. La membrane péritrophique à ce niveau est très plissée, mais sans aucune ornementation ; elle est lisse comme chez *Culex pipiens*. Sous cette protection chitineuse se trouve la muqueuse ; aux grandes cellules de l'intestin moyen, ont fait place de petites cellules allongées, sans trace de plateau en brosse ; elles mesurent sur les coupes environ 12 μ de haut ; sur des pièces formolées et disséquées elles ont un aspect polygonal et montrent un noyau rond, volumineux.

Sous la muqueuse il y a une zone conjonctive lâche et caractéristique ; sur les coupes elle est très variable suivant la réplétion du tube digestif, tantôt, c'est une lame mince, tantôt, elle présente de grands espaces vacuolaires séparant la muqueuse de la musculuse. Elle est constituée de telle façon qu'elle permet à la muqueuse de suivre les mouvements violents de la puissante enveloppe musculaire, sans avoir à subir, semble-t-il, de tiraillements importants, bien que cette muqueuse soit déjà protégée par une intima chitineuse particulièrement résistante. La couche musculaire lui fait suite. Schématiquement elle a une disposition identique à celle de l'estomac, mais elle contraste singulièrement avec elle par son épaisseur, due à l'importance des éléments constitutants. On met en évidence, tant par les coupes transversales que par dissection : d'abord des fibres circulaires puissantes, qui, contractées, semblent sculpter l'intestin, ces fibres sont réunies entre elles par de fins tractus conjonctifs ; enfin, tout à fait à l'extérieur, on voit quelques fibres longitudinales beaucoup moins importantes. Si on examine, par transparence, une larve vivante, on voit que

les aliments ne séjourne guère dans cette partie de l'intestin, ils sont conduits par une onde musculaire jusqu'au gros intestin.

Chez les larves d'*Anopheles maculipennis* la morphologie est identique, seule la taille diffère ; l'intima chitineuse est également épaisse et lisse, la muqueuse aplatie, la sous-muqueuse lâche, la musculuse puissante.

Sur des intestins formolés on a les dimensions suivantes :

Anopheles maculipennis : longueur, 475 μ ; largeur, 150 μ .

Theobaldia annulata : longueur, 750 μ ; largeur, 200 μ .

Chez la larve d'*Anopheles bifurcatus*, la disposition et la taille sont les mêmes que chez *Anopheles maculipennis*. La muqueuse, la sous-muqueuse et la musculuse sont semblables. Par contre, l'intima chitineuse présente une particularité intéressante. Alors que chez les larves des *Culicidae* on ne signale aucune ornementation de cette membrane, nous avons dans cette espèce un début de formation ornementale. Tant sur les coupes, que sur les pièces disséquées ou soumises à l'action du chloral lactophénol, on voit des rangées assez irrégulièrement parallèles de petites épines très réfringentes à frais. Elles ont une moyenne de 2 μ de haut sur un demi μ de large ; elles sont séparées les unes des autres par des espaces réguliers de 2 μ . Chaque rang est séparé de son voisin par un espace de 15 à 20 μ en moyenne. Ces rangs sont disposés en cercle autour de l'axe du tube digestif.

Dans des groupes voisins, on trouve aussi des formations ornementales, en particulier au proventricule des larves de simulies, comme nous l'avons déjà signalé ; par contre l'intima chitineuse des larves de *Calliphora* présente des ornements beaucoup plus importants. Ces ornements se composent de petites plaques épineuses et de petites soies. A vrai dire ce que nous avons trouvé chez la larve d'*Anopheles bifurcatus* est beaucoup plus modeste, mais cette différence avec les autres espèces prouve qu'il ne faut pas trop vite généraliser, même en morphologie du tube digestif et, de l'étude d'une seule espèce, conclure à l'identité chez toutes les larves de « moustiques », tendance que l'on retrouve souvent depuis le travail de THOMPSON (1905). Quelle est l'origine de ces épines de l'intima ? Il nous a été impossible de le déterminer, on peut seulement affirmer qu'elles sont

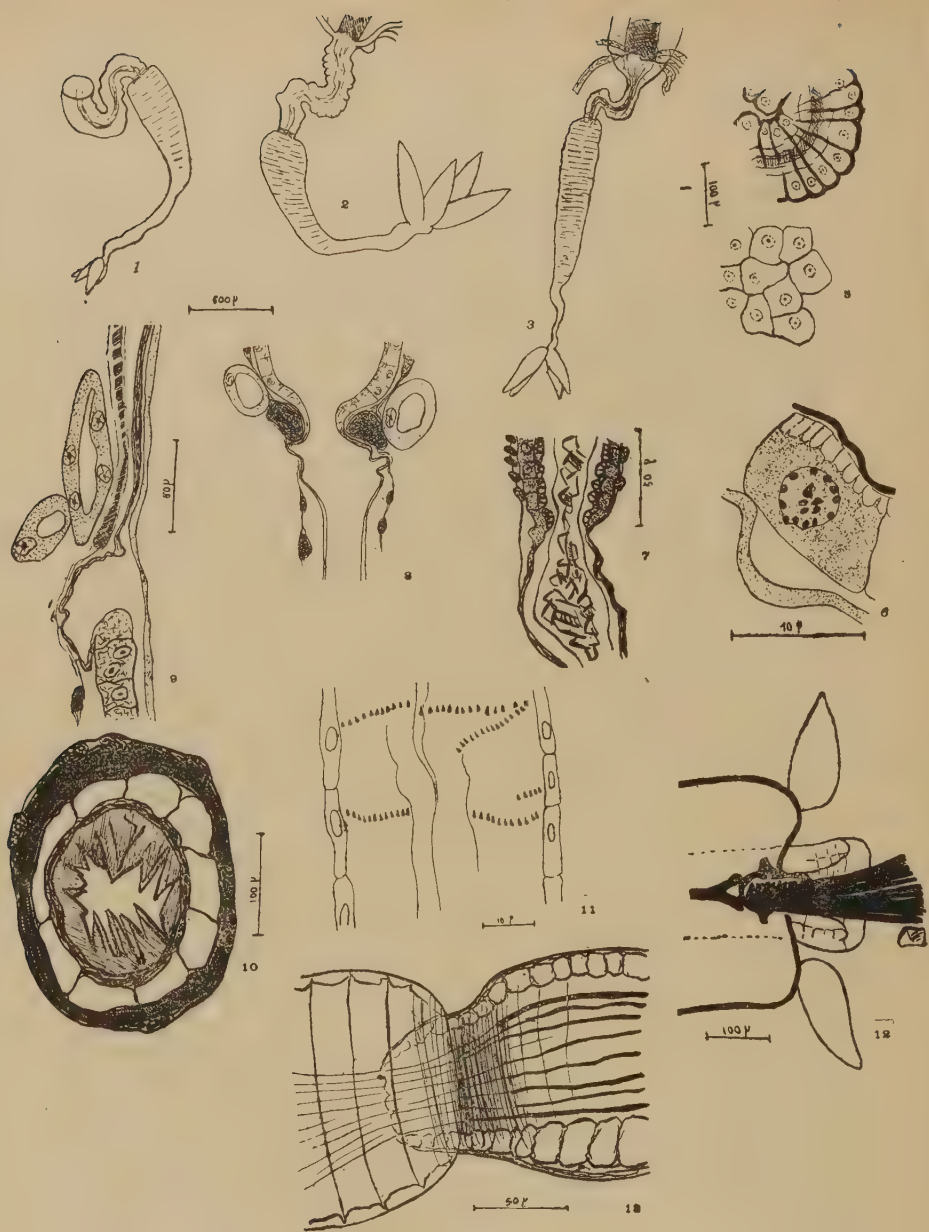


FIG. V. — Intestin postérieur des larves de : 1. *Anopheles bifurcatus*. — 2. *Theobaldia annulata*. — 3. *Anopheles maculipennis*. — Région pylorique chez : 9. *Anopheles bifurcatus*. — 8. *Anopheles maculipennis*. — Cellules à frais chez *Theobaldia annulata* : 4. Intestin grêle. — 5. Gros intestin. — 6. Cellule du gros intestin en coupe. — 7. Coupe au niveau du passage du gros intestin au rectum chez *Theobaldia annulata*. — 10. Coupe de l'intestin grêle de *Theobaldia annulata* montrant la laxité de la basale. — 11. Membrane peritrophique de l'intestin grêle de la larve d'*Anopheles bifurcatus* montrant les rangées de petites épines qui l'orne. — 13. Evagination du rectum chez *Anopheles bifurcatus* au moment de la défécation. — 14. A frais, invagination de l'intestin grêle dans le gros intestin, chez une larve d'*Anopheles maculipennis*.

localisées à l'intestin postérieur et qu'elles font bien partie de la membrane chitineuse. On les voit sur cette intima après dissection de la paroi de l'intestin. Elles résistent à tous les produits auxquels résiste la chitine, et on les met particulièrement bien en évidence après action du chloral lactophénol.

3° GROS INTESTIN

L'intestin grêle se termine par une invagination plus ou moins prononcée dans le gros intestin; cette invagination ne ressemble du reste en rien à celle que l'on observe au niveau du proventricule, qui est fixe, car au contraire celle de l'intestin grêle est variable suivant les contractions musculaires et le passage des aliments.

Chez les larves de *Theobaldia annulata*, on constate au maximum une invagination de 40 μ , la muqueuse suivant plus ou moins l'intima dans son repli dans le gros intestin. En examinant un intestin disséqué à frais on voit que la ligne de partage si nette entre le grêle et le gros intestin est due surtout à ce que les fibres musculaires circulaires de l'intestin grêle sont particulièrement condensées au niveau de l'abouchement des deux organes, tandis que celles du gros intestin sont lâches et laissent béante la lumière de l'intestin, presque toujours remplie d'aliments. Sur des coupes longitudinales on remarque la forme assez régulièrement conique du gros intestin, à base antérieure. Si on examine maintenant en allant de l'intérieur de l'organe à l'extérieur, on voit d'abord l'intima chitineuse lisse, qui continue celle de l'intestin grêle; elle est moins plissée, sans doute à cause du plus grand diamètre du côlon et surtout de ses contractions musculaires beaucoup moins importantes. Sous cette intima chitineuse est la muqueuse. Les cellules qui la composent sont caractéristiques et identiques dans les trois espèces étudiées dans ce travail. Chez *Theobaldia annulata* elles ont un aspect polyédrique assez irrégulier et mesurent en moyenne 50 μ , avec un noyau rond central; sur les coupes elles se présentent sous forme de grands rectangles de 20 μ de haut sur 30 μ de large, le noyau a 12 μ de diamètre et possèdent une quinzaine de granulations chromatiques réparties à la périphérie du noyau.

Mais la partie la plus caractéristique de ces cellules, c'est la zone externe ; elle a un aspect en pseudo-plateau strié, comme DE BOISSEZON (1930) l'a bien vu chez la larve de *Culex pipiens*. En réalité cette bande protoplasmique est composée de 8 à 10 espaces vacuolaires, provenant de la coalescence de filaments protoplasmiques ; ces vacuoles ou plutôt ces espaces interfilaementaux ont environ 5 μ de large. Sur des coupes colorées au Mann ou à l'hématoxyline ferrique, il est impossible de mettre en évidence une zone d'implantation de bâtonnets, comme on le fait très facilement pour les cellules de l'estomac et des cæcums ; on peut donc affirmer qu'il ne s'agit pas pour le gros intestin de cellules à plateau en brosse. On remarque enfin quelques vacuoles dans le protoplasma de la cellule. Cette muqueuse a sur les coupes un aspect légèrement plissé. Elle est supportée par une mince couche conjonctive, qui est beaucoup moins lâche que celle de l'intestin grêle, qu'elle prolonge. Sous cette basale les fibres musculaires circulaires sont espacées les unes des autres et donnent à l'ensemble du côlon un aspect annelé. Des fibres musculaires longitudinales les croisent de place en place, suivant une disposition un peu semblable à celle de la musculature de l'intestin moyen. Dans son ensemble la musculature est mince et relativement peu importante.

Chez les larves d'*Anopheles maculipennis* et d'*Anopheles bifurcatus*, la structure générale est encore identique et comme pour bien d'autres organes, seules les dimensions varient, elles sont les suivantes, en moyenne :

Anopheles maculipennis : longueur, 750 μ .

Anopheles bifurcatus : longueur, 750 μ .

Theobaldia annulata : longueur, 1.000 μ .

4° RECTUM

Dans les trois espèces étudiées, le rectum est rectiligne ou faiblement incurvé. Il fait suite insensiblement au gros intestin, dont il se différencie surtout par les caractères de sa muqueuse. Les cellules qui la composent, voient diminuer peu à peu la bordure vacuolaire, qui ne tarde pas à disparaître complètement, en même temps que la cellule s'aplatit et que son noyau s'allonge ; par contre la basale et la musculature ne changent guère de caractère : nous avons surtout un

organe musculieux, chargé de la fonction mécanique d'expulser les déchets, dont il se charge par évagination brusque hors du corps de la larve, tandis que les papilles anales s'écartent, perpendiculairement à l'axe du corps.

Quant à l'intima chitineuse elle se prolonge tout le long du rectum et est expulsée par morceaux périodiquement suivant la modalité décrite par AUBERTOT (1932), chez les larves d'*Eristalis tenax*.

Il faut finalement faire remarquer la richesse particulière des ramifications trachéales au niveau du rectum. Chez la larves d'*Anopheles bifurcatus* on voit trois troncs principaux de chaque côté du rectum se diviser et donner naissance à un fin réseau de ramifications trachéales. Ces petites trachées peuvent peut-être jouer un rôle dans la respiration supplémentaire des larves, d'autant plus que par son évagination possible (et l'absence, alors, de la membrane péritrophique) la muqueuse vient en un contact large avec l'eau extérieure ; conditions qui peuvent favoriser les échanges. Cependant nous n'avons pas réussi à mettre en évidence des papilles rectales spécialisées, comme celles que l'on trouve, en particulier, chez les larves de libellule.

CHAPITRE III

ANATOMIE DES PAPILLES ANALES DES LARVES AU 4^e STADE

Le tube digestif des larves des *Culicidae* se termine par un anus entouré de quatre folioles élégantes que les divers auteurs nomment « branchies anales, papilles anales, lames anales, lames trachéales, pseudo-branchies ». Parmi ces divers termes nous garderons celui employé par BRUMPT, celui de papilles anales, parce qu'il est général et ne présume rien *a priori* du rôle respiratoire de ces organes, rôle que nous étudierons dans un autre chapitre.

Nous avons vu que jusqu'ici aucun élément de la morphologie du tube digestif ne permettait de différencier les diverses formes d'une même espèce ; bien plus, il y en a bien peu qui puisse aider à la différenciation de deux espèces distinctes et de genres voisins, les seules différences notables provenant surtout de l'étude d'éléments chitineux, principalement du pharynx. Les papilles respiratoires vont nous montrer, qu'elles non plus, ne permettent pas d'apporter un élément de différenciation nouveau à ce sujet.

Si les papilles anales sont bien connues quant à leur forme externe, en dehors des principaux traités, qui donnent l'organisation interne de l'une d'elle, ceux de THEOBALD (1901), GILES (1902), HENNEGUY (1904), BLANCHARD (1905), BERLESE (1909), MARTINI (1923), LELAND, HOWARD, HARRISSON DYAR et KNAB (1912), pour n'en citer que quelques-uns, par contre, peu d'auteurs ont tenté de déterminer les rapports morphologiques qui peuvent exister à ce sujet entre des espèces et des genres voisins. Le travail de DA COSTA LIMA (1914) pour des espèces américaine est, à notre connaissance, une des rares publications dans ce sens, aussi avons-nous passé en revue quelques espèces de genres voisins que nous pou-

vions facilement nous procurer en Corse afin d'en faire une brève étude comparée.

Tous les examens ont été faits de préférence sur du matériel frais, surtout pour les mensurations, ou sur des pièces fixées au formol à 5 %, quand cet examen à frais était impossible. Avant de passer à chaque espèce, disons rapidement que la constitution intime des papilles anales est fondamentalement la même. C'est celle décrite pour n'importe qu'elle espèce particulière.

La forme générale de la papille est donnée par une membrane chitineuse transparente et toujours fort mince ; elle est le prolongement de la cuticule générale de tout le corps de la larve ; puis vient une couche protoplasmique granuleuse se continuant par des cellules rondes à gros noyau, plus ou moins différenciées suivant les espèces et dont le protoplasma est clair ; au centre de la papille se trouve la trachée principale et ses ramifications. Dans l'espace libre entre cette trachée et la zone cellulaire périphérique on constate l'existence de cellules sanguines, que l'on peut voir bouger si on examine la papille sur une larve vivante.

Les trachées, dont le mode de division semble caractéristique des genres, après des ramifications plus ou moins nombreuses, se terminent par de très fines trachéoles qui viennent finalement pénétrer dans la zone cellulaire périphérique au niveau de la partie granuleuse, comme on peut le voir sur la fig. VI. Il y a donc une pénétration protoplasmique de la trachée qui rappelle celle décrite par PRENANT (1899) chez *Gastrophilus equi*. Toutefois, nous n'avons pas pu mettre en évidence un système de terminaison, aussi intime d'interpénétration, que celui des « cellules trachéales ». Ce que l'on peut observer chez les *Culicidae* à l'état de larve se rapproche beaucoup de ce qui a été vu par FAASH (1935) dans les papilles rectales chez *Hystrichopsylla talpae*.

A. — Caractères distinctifs de différentes espèces et formes

Un caractère qui semble fort important est celui de la taille, en réalité comme nous le verrons, il n'y en a pas de

plus inconstant, aussi à ce sujet, les chiffres que nous donnons sont-ils simplement indicatifs, mesurés chez des larves prises dans leur milieu normal et au terme du 4^e stade ; ils ne sont donnés que pour permettre des comparaisons, quant à l'ordre de grandeur. Bien plus important est à notre avis le mode de division trachéal, car il présente des caractères constants, tout au moins dans le genre.

1° ANOPHELES MACULIPENNIS MEIGEN

La forme en est lancéolée allongée ; la papille mesure en moyenne 120 μ de large sur 400 μ de long.

Sa structure interne présente les caractères suivants: protoplasma granuleux abondant, laissant souvent voir d'une façon peu distincte les éléments figurés.

Le tronc trachéal principal se divise dès l'entrée en 3 ou 4 gros troncs secondaires, le tronc principal n'allant pas de bout en bout dans l'axe de la papille. Les troncs tertiaires sont peu nombreux, tandis que les trachéoles terminales sont multiples et fines à l'extrémité de la papille.

Ces dispositions se retrouvent dans toutes les formes d'*Anopheles*. Cependant la forme *labranchiae* présente en général des papilles plus petites (jusqu'à un tiers pour les larves développées en eau fortement saumâtre, 19 grs) que celles des formes *messae-melanoon*, mais ce n'est pas une différence « raciale », elle est purement conditionnelle, comme nous le verrons, dépendant du milieu de vie et de la taille des larves.

2° ANOPHELES SACHAROVII FAV.

Cette espèce qui voit peu à peu ses caractères distinctifs devenir moins nombreux [KLIGER (1932), MER (1931), BRIGHENTI (1929), CORADETTI (1934)], présente des papilles anales en tous points semblables à celle de l'*Anopheles maculipennis*, seule la taille est plus faible et peut même atteindre 230 μ chez des larves récoltées dans un gîte ayant une salure de 31 grs de NaCl pour 1.000 à l'étang Del Sale.

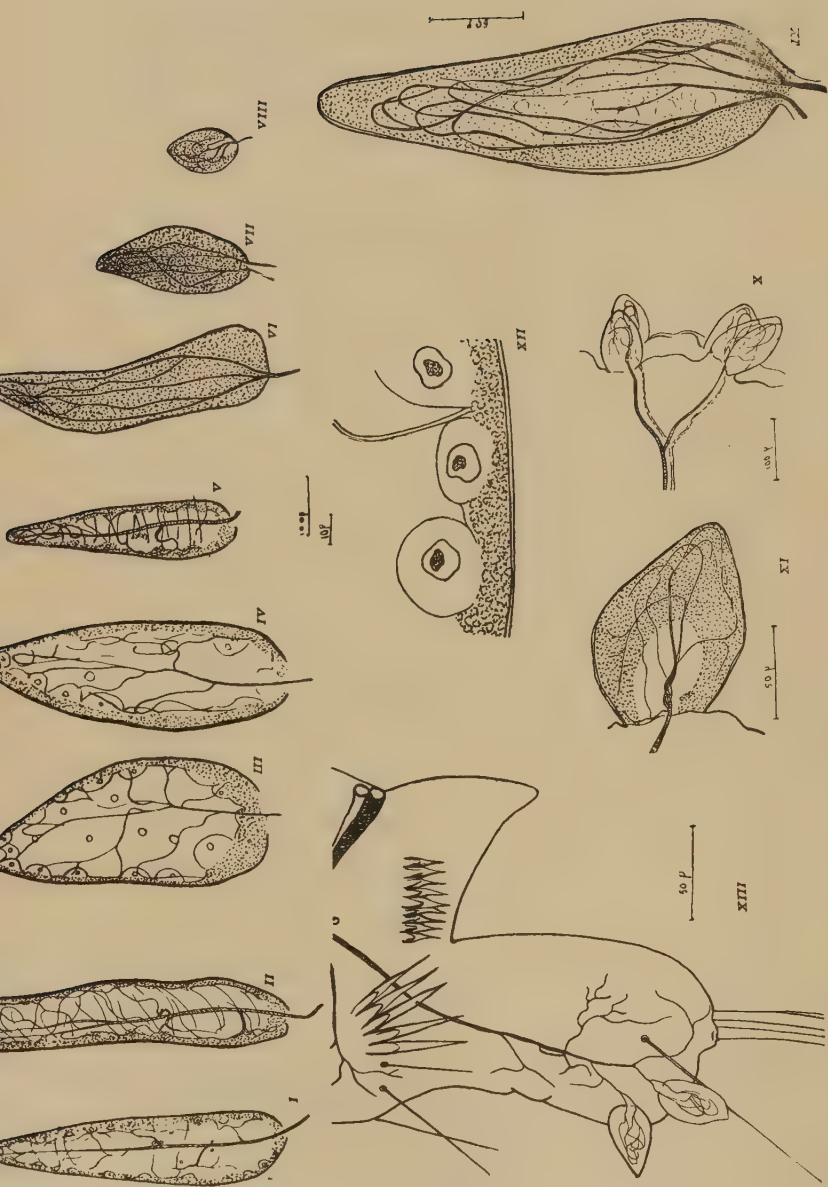


Fig. VI. — Papilles anales des larves de : I. *Culex hortensis*. — II. *Culex pipiens*. — III. *Theobaldia longiareolata*. — IV. *Theobaldia annulata*. — V. *Theobaldia (Culicella) morsitans*. — VI. *Anopheles maculipennis*. — VII et IX. *Anopheles bifurcatus* de plaine et de montagne. — VIII et XI. *Aedes* sp. (groupe *mariae*). — XII. Terminaison des trachéoles chez *Theobaldia annulata*. — Division des tranches trachéales primitifs: X. Chez *Aedes* sp. (groupe *mariae*) et — XIII. Chez une jeune larve d'*Anopheles maculipennis*. — Rappelons que les dimensions sont variables avec la taille et que ces figures sont destinées à montrer surtout les modes

3° ANOPHELES BIFURCATUS LINNÉ

Les papilles de cette espèce sont lancéolées, mais plus courtes que celles de l'*Anopheles maculipennis*; les mesures sont de 80 à 130 μ sur 250 à 270 μ de long.

La structure est identique à celle des papilles d'*Anopheles maculipennis*.

Les troncs trachéaux primitifs sont presque toujours divisés déjà en 2 ou 4 troncs secondaires avant l'entrée dans la papille, les ramifications suivantes se font suivant le type décrit chez *Anopheles maculipennis*.

4° CULEX PIFIENS LINNÉ

La papille a une forme lancéolée, mais plus allongée et plus étroite que chez les *Anopheles* décrits; l'extrémité en est souvent largement arrondie.

La structure est la suivante : zone granuleuse généralement mince, laissant voir très facilement les cellules périphériques et les cellules sanguines centrales.

Les troncs trachéaux se divisent d'une façon très différente de celle que nous venons de voir ; le tronc trachéal primitif, unique, pénètre dans la papille sans se diviser, suivant presque de bout en bout l'axe de cet organe. Des trachées secondaires fines au nombre de 3 ou 4 s'en détachent à des distances assez éloignées et variables. Les trachéoles terminales sont très fines et nombreuses, souvent faisant un tour complet de la cellule, ce qui leur donne un aspect en fouet caractéristique.

5° CULEX HORTENSIS FICALBI

La description que l'on peut donner de ses papilles anales est en tous points semblable à celle de l'espèce précédente. Les dimensions moyennes sont les suivantes : longueur, 380 μ ; largeur, 100 μ .

Les trachéoles terminales présentent moins souvent un aspect en fouet que chez *Culex pipiens*.

6° THEOBALDIA (CULICELLA) MORSITANS THEOBALD

La forme de la papille est lancéolée ; les dimensions sont de 310 μ de long sur 80 μ de large environ. La structure est la suivante : zone granuleuse peu épaisse, cellules périphériques à gros noyau assez visible.

Les troncs trachéaux primitifs uniques à l'entrée se divisent tardivement en 3 ou 4 troncs secondaires, les trachéoles terminales sont nombreuses et fines, elles présentent le plus souvent une disposition en fouet comme chez *Culex pipiens*.

7° THEOBALDIA ANNULATA SCHRANK

La papille est lancéolée, mais large. Ses dimensions sont environ de 410 à 460 μ de long sur 120 à 190 μ de large. Sa structure présente les caractères suivants : zone granuleuse peu épaisse, cellules périphériques à gros noyau très visible, éléments hématiques libres assez nombreux.

Le tronc trachéal principal, unique à son entrée dans la papille, se divise tardivement en 4 à 8 troncs secondaires ; les trachéoles terminales sont peu nombreuses et se terminent nettement dans la zone granuleuse.

8° THEOBALDIA LONGEAREOLATA MACQUART

Dans cette espèce, les caractères sont les mêmes que dans l'espèce précédente. La forme générale est plus trapue cependant. Nous ne donnerons pas de dimensions, elles se rapprochent de celles de *Theobaldia annulata*, mais sont aussi variables que la taille, elle-même, de cette espèce.

9° AEDES sp. (groupe *mariae*)

La forme est très courte et ovoïde. La structure est la suivante : protoplasma granuleux abondant, formations cellulaires peu riches et peu visibles. Les dimensions sont de 100 μ de long sur 75 μ de large.

Le tronc trachéal primitif, unique à l'entrée, se divise presque aussitôt en 3 ou 4 troncs secondaires fins avec des tra-

chéoles terminales décrivant de fines courbes avant de pénétrer dans la zone granuleuse.

Cette rapide revue montre qu'il n'y a pas de différences fixes entre les diverses formes de l'*Anopheles maculipennis*. Par contre entre des espèces voisines il y a des différences de taille assez notables pour qu'on puisse en tenir compte. Les espèces des mêmes genres étudiées présentent entre elles des caractères identiques, soit dans la structure, soit dans la forme, soit surtout dans le mode de division des troncs primitifs. C'est là le point le plus intéressant et que l'on peut résumer ainsi.

Chez les larves de *Culex* on a des papilles allongées, lancéolées, avec un tronc trachéal unique allant de bout en bout et donnant des trachéoles fines prenant fréquemment un aspect en fouet.

Chez les larves de *Theobaldia* la forme est lancéolée, mais plus large, beaucoup moins allongée, le tronc trachéal primitif se divise très tardivement dans la papille, les trachéoles terminales sont moins nombreuses et pas en fouet.

Chez *Theobaldia (culicella)*, on trouve des caractères appartenant aux deux genres précédents.

Chez les larves d'*Anopheles* l'aspect est lancéolé, les troncs trachéaux primitifs entrent déjà divisés dans la papille ou s'y divisent aussitôt en troncs secondaires importants, les trachéoles terminales sont nombreuses, la zone granuleuse est plus importante que dans les genres précédents.

Chez le seul *Aedes* étudié, le tronc trachéal principal se divise dès l'entrée dans la papille en gros troncs secondaires et les trachéoles terminales sont minces mais non en fouet.

Ces caractères se retrouvent au cours des divers stades larvaires, principalement le mode de division des troncs trachéaux ; par contre la forme de papille peut varier beaucoup.

C'est ainsi que les jeunes larves d'*Anopheles* présentent déjà des troncs trachéaux divisés à l'entrée de la papille ou même avant, tandis que chez les *Culex* et *Theobaldia* ils sont uniques.

B. — Variations observées dans une même espèce

A propos de l'*Anopheles sacharovi*, nous avons dit qu'il y avait des variations de taille de la papille en rapport avec la salinité des gîtes. Nous avons dit aussi à propos des diverses formes de l'*Anopheles maculipennis* qu'il y avait des variations identiques suivant la taille de la larve. Ces variations, MEDSCHID (1929) en signale chez *Aedes ornatus* ; GIBBINS (1932) remarque que les larves d'*Anopheles christyi*, de *Culex vansomerensis* et de *Culex pipiens* vivant en eau saumâtre ont des papilles plus courtes et plus larges que celles de la même espèce vivant en eau douce ; c'est ce que l'on a remarqué depuis longtemps chez des espèces ayant des habitats différents, toutes les espèces d'eau salée ayant des papilles courtes. Par contre, ayant fait les mêmes constatations, on peut voir, que si la taille change, la structure et surtout le mode de division des trachées ne changent pas. A côté de ces variations déjà connues on peut en observer d'autres, dues à l'influence de l'altitude et des saisons. Pour cette étude nous nous sommes adressés aux larves d'*Anopheles bifurcatus* parce qu'on les rencontre toute l'année et à des altitudes très diverses ; de plus en Corse c'est une espèce qui semble bien homogène ; cependant il convient de signaler qu'EDWARDS (1921-26) trouve les *Anopheles bifurcatus* méridionaux de petite taille et que SENEVET (1932) pense qu'il peut exister une forme méridionale avec quelques caractères morphologiques.

Les mensurations que nous avons faites l'ont été sur des individus vivants capturés dans la nature, dans deux localités très éloignées. Les uns au bord de la mer dans la commune d'Aleria, les autres dans la montagne à Pietra di Verde, à une altitude de 500 mètres. De plus nous avons fait nos mensurations à deux époques bien distinctes de l'année, les unes en juillet et août, les autres en décembre et janvier.

Voici sous forme de tableau les résultats moyens obtenus par mensuration de 400 larves d'été et de 400 larves d'hiver :

GÎTE	SAISON	DIMENSIONS EXTRÊMES	MOYENNE
Plaine	Eté	210 à 240 μ	220 μ
Plaine	Hiver	215 à 260 μ	230 μ
Montagne	Eté	240 à 300 μ	280 μ
Montagne	Hiver	250 à 310 μ	285 μ

On constate que les papilles d'hiver sont généralement plus grandes que celles d'été, mais la différence est très faible. Par contre les variations de taille entre les papilles des larves de la plaine et celles de la montagne sont beaucoup plus importantes et doivent être prises en considération. On trouve donc des variations suivant l'altitude, il serait intéressant de savoir s'il en existe suivant les climats, afin de déterminer si c'est l'action d'une température toujours plus basse qu'à la plaine, qui en est la cause ou l'altitude seule. Il semble bien à première vue que la nécessité de résister quelques jours à l'asphyxie sous la glace, pour les larves de montagne, fasse développer tous les organes capables de suppléer à la respiration atmosphérique ; nous verrons plus loin ce que l'on peut en penser. Ce développement plus grand est peut-être dû à une oxydation plus grande, due à l'altitude. A ce propos, SÉGUY signale que les branchies sont d'autant plus longues et plus épaisses dans les régions chaudes du globe ou dans les espèces à développement rapide, par exemple chez *Anopheles nigripes*. Or le phénomène que nous observons en Corse est inverse de cette constatation, faite il est vrai dans des espèces différentes ; aussi ne pouvons-nous que le constater, sans en trouver d'explication, non hypothétique.

DEUXIEME PARTIE

OBSERVATIONS

Dans la première partie de ce travail nous avons vu qu'il était impossible de donner de nouveaux caractères pour les diverses formes d'*Anopheles maculipennis* en s'adressant à la morphologie du tube digestif et des papilles anales des larves. Il ne reste que l'étude des soies des larves qui puisse contribuer à cette différenciation et encore devons nous rappeler que, dans un précédent travail en collaboration avec H. GALLIARD, nous avons signalé qu'en Corse la disposition des soies des larves de l'*Anopheles sacharovi* était identique à celle de l'*Anopheles maculipennis* forme *messeae*, la distinction ne se faisant que par un caractère de probabilité, reposant sur la prédominance de l'*Anopheles sacharovi* dans les gîtes d'eau saumâtre et la rareté de la forme *messeae*. Par contre les larves de la forme *labranchiae* présentaient les caractères très nets décrits par DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1930-34), LA FACE, HACKETT et MISSIROLI (1935). Nous avons de même constaté que l'hypopygium des mâles de l'*Anopheles sacharovi* présentait de grandes variations et presque toutes les formes intermédiaires entre ce que l'on trouve chez *messeae* et *labranchiae*, toujours d'après les descriptions données par les auteurs hollandais, HACKETT et MISSIROLI (1932-35) et LA FACE (1931). Nous ne reviendrons pas sur ces faits qui démontraient déjà combien l'*Anopheles sacharovi* présente une morphologie variable ; il se comporte comme une espèce mal fixée, en pleine évolution.

Or il n'est pas le seul à présenter des variations et nous allons voir rapidement que deux des caractères morphologi-

ques sur lesquels on s'appuie pour caractériser les « races » ou « variétés » de l'*Anopheles maculipennis*, ne sont pas non plus entièrement fixes chez la forme *labranchiae*, qui est la plus abondante en Corse avec l'*Anopheles sacharovi*. Ce sont : l'indice maxillaire et la morphologie de l'œuf.

CHAPITRE IV

VARIATIONS SAISONNIERES DE L'INDICE MAXILLAIRE

Depuis que ROUBAUD (1920) a attiré l'attention sur l'indice maxillaire des anophèles femelles et ses rapports avec une zoophilie plus ou moins différenciée, expliquant l'anophélisme sans paludisme, de très nombreux auteurs ont repris cette étude dans divers pays. Nous ne rappellerons pas les nombreuses controverses qui sont nées à ce sujet ; nous nous bornerons à étudier localement un point particulier de ce problème, qui à notre avis n'a pas retenu suffisamment l'attention des divers auteurs. Dans une note préliminaire en collaboration avec H. GALLIARD, nous avons déjà indiqué le problème dans son ensemble (1935), nous l'avons repris d'une façon plus précise en limitant notre étude à celle de l'indice maxillaire chez *Anopheles sacharovi* et *Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*, peuplement dominant de la plaine orientale corse impaludée.

Les variations géographiques de l'index maxillaire dans une même forme anophélienne sont clairement démontrées par les travaux de VAN THIEL, de DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL, de MARTINI, de ROUBAUD, de TRENZ, de MISSIROLI et HACKETT, de LA FACE, pour ne citer que les principaux ; c'est ainsi qu'une forme multidentée d'un pays froid peut être paucidentée dans une région plus chaude.

Par contre les variations purement locales d'une même race suivant les époques sont plus ou moins admises ; les observations sont peu nombreuses et les résultats très diversement interprétés. VAN THIEL (1928) et DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1927), pensent qu'en passant de la génération d'hiver à la génération d'été, on observe chez les *Ano-*

pheles maculipennis des Pays-Bas une augmentation du nombre des dents maxillaires chez la femelle. Cependant en élevant ces mêmes races, de même provenance, en chambre tropicale, ils obtiennent une diminution de l'indice passant de 17,2 à 16,7. Or si ces expériences ne semblent pas concorder avec leurs observations, elles concordent parfaitement avec les variations géographiques et avec ce que l'on observe en Corse, si on fait une étude des variations saisonnières.

Les variations saisonnières doivent donc entrer en ligne de compte avant toute interprétation. Il faut en outre opérer sur un assez grand nombre d'individus, les recherches de SERGENT, PARROT et FOLLEY (1922), sur *Anopheles maculipennis*, celles de NITZULESCU (1924) sur *Culex pipiens*, celles de TRENSZ (1930) sur *Anopheles maculipennis*, prouvent qu'il existe des variations individuelles et même entre les deux maxilles du même individu. Il faut donc des statistiques suffisantes, et sans exiger 10.000 mensurations comme TRENSZ le demande, nous pensons qu'on ne peut tenir compte que de résultats assez nombreux, mais surtout contrôlés pendant plusieurs années successives.

Il faut observer une fois de plus ce que VAN THIEL (1928) dit, à propos des expériences de MARTINI et BODENHERMER (1924-1925) : « Ce ne sont que les moustiques ou les larves qui sont capturés au même moment ou environ qui peuvent être comparés ». Il est nécessaire de rappeler une telle notion si évidente, car de trop nombreuses publications n'en tiennent pas compte ; si bien que l'on compare des résultats sans se soucier ni du pays, ni de la saison, ni d'aucune influence extérieure, alors que tous les éléments d'expérience tendent à prouver que l'*Anopheles maculipennis* présente des variations tant morphologiques que biologiques, sous l'influence des conditions extérieures. On agit *a priori* comme si l'on avait une espèce et même souvent des « variétés » parfaitement stables.

Les variations saisonnières de l'indice maxillaire prouvent déjà le contraire.

Les premières observations que nous avons signalées précédemment sont résumées dans le tableau suivant. Elles portent sur l'étude globale d'une faune anophélienne, comprenant les pourcentages suivants : *Anopheles sacharovi* et *Ano-*

pheles maculipennis forme *labranchiae*, en quantité sensiblement égale représentant 95 % de la faune, les 5 % restant étant composés d'*Anopheles maculipennis* Type et des formes *messeae-melanoon*. Ces observations faites dans la commune d'Aleria ne donnent évidemment qu'une impression d'ensemble.

NOMBRE DE DENTS	11	12	13	14	15	16	17
Eté	12,3	29,2	24,6	30,7	3		
Hiver		5,1	21,8	19,2	52	17,9	3,8

On constate que pour cet ensemble la moyenne des dents maxillaires est nettement plus élevée en hiver qu'en été.

On pourra reprocher à cette statistique de ne pas tenir compte des « races » ou « variétés », aussi avons-nous fait deux autres statistiques portant uniquement sur les deux peuplements anophéliens prédominants : *Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* et *Anopheles sacharovi*. La détermination des femelles a été faite d'après les œufs pondus, comme HACKETT et MISSIROLI (1935) le réclament. Notre étude a porté dans chaque cas sur environ 150 exemplaires recueillis dans la nature. On peut trouver un tel chiffre insuffisant, mais il nous était très difficile de l'augmenter pour l'hiver, puisqu'avant chaque numération des dents maxillaires, il fallait obtenir une ponte.

Ces numérations ont été faites sur des sujets capturés dans les mêmes régions de la plaine aux mois de juillet, août et janvier-février.

Le tableau suivant résume les résultats :

ESPÈCES	DENTS 11	12	13	14	15	16	17
<i>A. maculipennis</i> <i>labranchiae</i> été	7	30,4	31	29,6	2		
<i>A. maculipennis</i> <i>labranchiae</i> hiver		6,2	25,3	20	28,4	16,8	3
<i>A. sacharovi</i> été	11,2	35,8	34,9	17,1	1		
<i>A. sacharovi</i> hiver	0,5	12,5	30,4	23,2	21	12,4	

On constate que la moyenne est sensiblement la même et confirme les résultats d'ensemble que nous avons précédemment donnés. Cependant l'*Anopheles sacharovi* semble plus paucidenté que la forme *labranchiae* de l'*Anopheles maculipennis*.

Ces variations saisonnières se reproduisent, nous a-t-il semblé, chaque année. Du reste ROUBAUD (1931) admet qu'une faune mal stabilisée voit son indice maxillaire varier certaines années si la surface des eaux, qui lui sert de gîte, présente de grandes variations brusques. En Corse ces variations nous paraissent constantes et saisonnières dans les deux espèces étudiées.

Elles confirment, par l'observation dans la nature, ce que MARTINI (1924) a observé, à savoir que les individus éclos en eau froide ont plus de dents que ceux éclos en eau chaude.

La détermination d'une forme anophélienne par son indice maxillaire doit par conséquent tenir compte de la variation saisonnière possible, sans quoi on s'expose à ranger comme paucidentées des formes qui, examinées en une autre saison, ne le seraient pas.

CHAPITRE V

VARIATIONS SAISONNIERES DES ŒUFS D'ANOPHELES

Au cours de l'étude précédente, pour déterminer les formes anophéliennes, nous avons dû faire pondre de nombreuses femelles, tant en été qu'en hiver. Nous avons alors observé, parallèlement aux variations de l'indice maxillaire des femelles, des variations notables dans les œufs des deux espèces prédominantes, *Anopheles sacharovi* et *Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*. Pour l'*Anopheles sacharovi* cette constatation que nous avons faite en Corse confirme une fois de plus les expériences de MER (1931) sur l'*Anopheles sacharovi* de Palestine, chez lequel il a expérimentalement obtenu des œufs avec flotteur ou sans, suivant qu'il maintenait des femelles à 10-12° ou à 23°.

C'était la première démonstration expérimentale d'une variation morphologique possible des œufs d'*Anopheles*. Cette variation avait cependant été constatée avant par THEODOR (1924), par GRASSI (1924), qui avaient observé la présence de petits flotteurs sur des œufs d'*Anopheles sacharovi* envoyés de Palestine et ils émettaient des doutes sur la valeur de l'espèce créée par EDWARDS (1921) sous le nom d'*Anopheles elutus*, malgré de nouveaux caractères de l'hypopygium des mâles donnés par MARTINI (1924) et dont précédemment nous avons déjà indiqué la grande variabilité. LA FACE (1926) met encore en doute la valeur de l'espèce et EDWARDS (1926) donne comme caractère principal et constant de l'espèce l'absence de toute tache claire sur la frange de l'aile. BRIGHENTI (1926), allant plus loin, ne fait de cette espèce qu'une variation estivale de l'*Anopheles maculipennis* en se basant sur les variations morphologiques des œufs; l'*Anopheles sacharovi* ne serait qu'une mutation saisonnière récente

de cette espèce. C'est alors que les expériences de MER viennent éclairer cette controverse. Celles de CORADETTI les confirment (1934), tout en individualisant l'*Anopheles sacharovi* comme espèce distincte, surtout par les caractères de l'adulte. Cependant HACKETTE et MISSIROLI (1935), et après les expériences de croisement de CORADETTI (1934), disent : « Bien que ce type ait été accepté comme une espèce distincte il convient d'en décrire l'œuf en même temps que celui de l'*Anopheles maculipennis* ». En réalité l'impossibilité jusqu'à ce jour d'obtenir en élevage des lignées d'*Anopheles sacharovi* empêche de régler définitivement cette question. Il n'en est pas moins vrai que la différence morphologique qui existe entre un œuf d'hiver d'*Anopheles sacharovi* et d'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* n'est pas plus grande que celle que l'on observe entre un œuf d'été de cette dernière forme et d'un *Anopheles maculipennis* type, avec ses bandes nettes et ses grands flotteurs. Ceci montre que la distinction des « races » ou des « variétés » suivant une terminologie courante, uniquement par les œufs, tout en étant la plus précise, doit s'appuyer sur d'autres caractères ; car non seulement l'œuf d'*Anopheles sacharovi* a des variations saisonnières mais aussi celui de l'*Anopheles maculipennis* dans sa forme *labranchiae*, au moins comme nous avons pu l'observer en Corse.

A vrai dire des expériences de CORADETTI (1934) faites sur des œufs des diverses races d'*Anopheles maculipennis* paraissent prouver qu'il n'y a, pour cette espèce et ses formes, aucune influence de la température sur la morphologie de l'œuf, comme on l'a démontré pour l'*Anopheles sacharovi*. En réalité ces expériences prouvent surtout que cette dernière espèce est moins stable, plus sensible aux variations thermiques, s'exerçant même pendant un temps très court, et ne prouvent pas qu'une variation morphologique soit impossible chez l'*Anopheles maculipennis* s'il subit les longues variations thermiques des saisons et d'autres influences extérieures.

Pourtant les divers auteurs reconnaissant qu'il existe des variations géographiques quant à la morphologie des œufs des diverses formes ; MARTINI, MISSIROLI et HACKETT (1931) constatent que les œufs des anophèles d'Allemagne et d'Italie varient de tonalité, bien qu'étant de la même « race » ; DE

BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1934) retrouvent ces différences et constatent que les œufs de la forme *messeae* d'Italie présentent des flotteurs unis ou à rides moins nombreuses que ceux de la même « race » d'Allemagne, ces variations s'accompagnant de différences chez les larves et chez les adultes mâles (hypopygium). Ces variations observées encore par d'autres auteurs sont dues probablement aux conditions climatiques très dissemblables des pays envisagés. Aussi n'avons-nous pas été surpris de trouver des variations saisonnières assez nettes et locales chez l'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*. Voyons parallèlement ce que l'on observe dans les deux espèces dont on a déjà étudié les variations de l'indice maxillaire.

1° ANOPHELES SACHAROV FAV.

En Corse nous avons confirmé les expériences de MER, celles de CORADETTI et les observations de KLIGER, GRASSI, LA FACE, FALLERONI, etc. Aussi nous bornerons-nous à donner quelques précisions.

En partant de femelles d'hiver on obtient, ainsi qu'avec les femelles de printemps, des œufs avec très petits flotteurs, plus ou moins développés et n'ayant pas plus de huit côtes. Ils font à peine saillie au-dessus de la frange. La membrane qui réunit les côtes est très légèrement plissée. La couleur est uniformément grise, plus sombre aux pôles.

L'exochorion est identique à celui des œufs d'été, il présente des dessins absolument uniformes, sans aucune saillie déterminant des dessins polygonaux secondaires.

En partant de femelles d'été ou d'automne on a des œufs sans flotteur avec frange uniforme, gris et légèrement plus foncés aux pôles. Quant à l'exochorion il présente les caractères constants signalés à propos de l'œuf d'hiver.

La date, en Corse, où l'on constate les derniers œufs avec flotteurs est relativement tardive : début de juin, et varie suivant les années, avec la température ; on trouve alors fréquemment des œufs avec flotteurs rudimentaires, même quelquefois unilatéraux et souvent dans la proportion de un à deux exemplaires pour une ponte complète. Signalons qu'exceptionnellement, en hiver, on peut avoir des œufs sans flot-

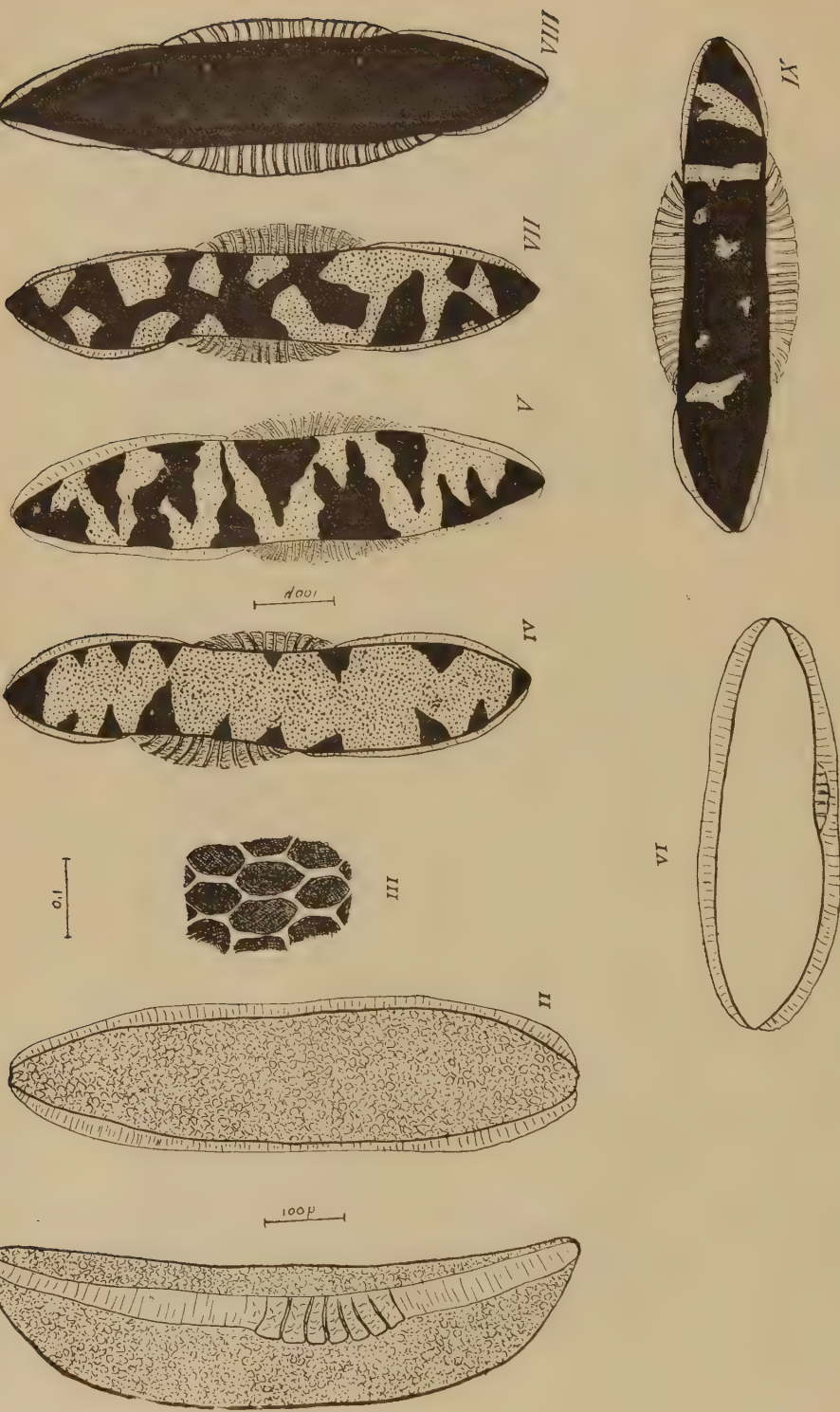


FIG. VII. — Œufs d'été : II. D'*Anopheles sacharovi*, IV. D'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*. — Œufs d'hiver et de printemps : I. D'*Anopheles sacharovi*, V. VII. D'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*. — III. Structure de l'œuf d'été et d'hiver de l'*Anopheles sacharovi*. — VI. Œuf immature de printemps de l'*Anopheles sacharovi* avec un flotteur rudimentaire. — IX. Œuf d'*Anopheles maculipennis* forme *messeae*. — VIII. Œuf d'*Anopheles maculipennis* forme *melanoon*.

leurs si les adultes sont gardés longtemps au laboratoire. Il faut faire pondre les femelles dès la récolte. Ces femelles présentent tous les caractères donnés par EDWARDS (1926) et précisés par CORADETTI (1934).

En l'absence de toute possibilité d'élevage jusqu'à ce jour [HACKETT et MISSIROLI (1935)], ces variations doivent-elles faire admettre, avec BRIGHENTI (1928) qu'il ne s'agisse que d'une variation saisonnière de l'*Anopheles maculipennis* ? Nous ne le pensons pas, car il est toujours possible, en tenant compte des variations précédentes, de reconnaître un œuf d'*Anopheles sacharovi*, grâce à sa couleur uniforme et surtout grâce au dessin régulier de son exochorion, qui est rigoureusement le même dans les formes d'hiver et dans les formes d'été, accompagnant des flotteurs toujours petits, quand ils existent. Dans 95 % des cas ces flotteurs ont des chambres à air légèrement striées comme dans la forme *labranchiae* de l'*Anopheles maculipennis*. La forme d'hiver se rapproche donc beaucoup de la « race » décrite récemment par MISSIROLI (1935) à 670 mètres d'altitude et qu'il nomme *Anopheles maculipennis pergusae*.

Donc, avant de déterminer une « race » ou une « variété nouvelle », sur le seul caractère de l'œuf, il en faut faire une étude prolongée, en l'absence d'élevage ou de conditions optima pour cet élevage.

2° ANOPHELES MACULIPENNIS M. forme LABRANCHIAE F.

Il a déjà été dit que des différences géographiques avaient été constatées dans diverses « races » de la même espèce. Par contre les expériences de CORADETTI (1934) semblent prouver que les différences de température sont sans action sur la morphologie de l'œuf. Cependant VAN THIEL, DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGRUBEL, MARTINI, signalent des différences de taille des larves et des adultes, en particulier suivant la température d'élevage.

D'autre part on vient de voir qu'il y a des variations saisonnières de l'indice maxillaire. Il n'est donc pas étonnant que l'œuf lui aussi présente quelques variations avec la saison, seulement cette action demande peut-être, pour se manifester, une action prolongée comme celle que l'insecte peut subir au cours de l'année, pendant les diverses saisons.

En partant de femelles capturées dans la nature, et dans les conditions déterminées à propos du calcul de l'indice maxillaire, nous avons fait dans la plaine corse les observations suivantes :

Œufs pondus par des femelles capturées en été (juillet et août) : œufs tachetés, à petites taches cunéiformes ne se rejoignant pas et donnant un aspect général gris clair à l'œuf. Flotteurs petits ayant 12 à 14 côtes en moyenne. Les chambres à air sont toutes striées. Ces œufs présentent les caractères typiques donnés récemment par les experts de l'Organisation d'Hygiène de la Société des Nations dans sa section du paludisme.

Œufs pondus par des femelles capturées en hiver (janvier et février) : œufs tachetés, à taches cunéiformes, se rejoignant souvent à leur extrémité et donnant un aspect plus gris foncé qu'aux œufs d'été ; flotteurs petits, mais plus grands en général que ceux des œufs d'été, ayant une moyenne de 15 à 17 côtes. Les chambres à air sont généralement striées. Les dessins de l'exochorion sont sensiblement les mêmes que ceux des œufs d'été.

Ces caractères de l'œuf pondu en hiver et provenant de femelles récoltées dans la nature dans des gîtes froids rapprochent cet œuf de celui de la forme *atroparvus* des Pays-Bas : aspect sombre de l'œuf, taches cunéiformes développées, nombre plus grand de côtes des flotteurs. Cependant les dessins de l'exochorion et la striation des chambres à air, presque constante, permettent de trouver quelques différences, mais faibles à la vérité.

Donc là encore on constate des variations saisonnières qui correspondent sensiblement aux variations géographiques. Jointes à l'élévation de l'indice maxillaire, ces caractères de l'œuf d'hiver contribuent encore à rapprocher la forme *labbranchiae* d'hiver de la forme *atroparvus*. Dans un même ordre d'idée, MARTINI et ZOTTA ont trouvé en Roumanie (1933) des œufs clairs d'*atroparvus* se rapprochant de ceux de la forme *labbranchiae*.

Nous ne dirons que très peu de chose des autres formes, car nous n'avons pas pu en examiner un nombre suffisant, nous permettant d'avoir une opinion certaine. Cependant signalons que les œufs des formes *messeae* et *melanoon* sem-

blent, en hiver, présenter des striations des chambres à air, plus fréquentes qu'en été. Quant à l'*Anopheles maculipennis* type, il est extrêmement rare en Corse ; les deux fois où nous l'avons rencontré en hiver ses œufs étaient rigoureusement identiques à ceux d'été.

On reprochera à ces observations de manquer de point de départ précis et d'avoir peut-être conduit à comparer en été et en hiver des espèces et des formes différentes, puisque le peuplement est mélangé et que les moustiques n'ont pas forcément les mêmes gîtes en été et en hiver. Cette question des gîtes divers étant étudiée dans le chapitre suivant, nous n'en parlerons pas ici.

Revenant à la première objection, il convient d'abord de remarquer que, dans le cas de l'*Anopheles sacharovi*, l'erreur n'est guère possible, puisque la femelle présente des caractères distinctifs définis par EDWARDS et CORADETTI ; en outre on a vu que malgré de grosses variations morphologiques il était toujours possible de reconnaître un œuf de cette espèce.

Pour la forme *labranchiae* de l'*Anopheles maculipennis* la confusion serait possible avec surtout la forme *atroparvus*, or cette forme n'existe pas en Corse ; la confusion par contre avec la forme *messeae* n'est guère possible non plus puisque nous avons trouvé des œufs de cette forme avec des caractères très semblables en été et en hiver. Enfin nous avons trouvé la même proportion des diverses races et formes en été et en hiver, en ayant soin, bien entendu, de les chercher dans les gîtes qu'elles affectionnent aux diverses saisons et que nous avons déterminés.

De ces constatations, que devons-nous conclure ?

Qu'en Corse l'*Anopheles sacharovi* a des variations saisonnières assez importantes : indice maxillaire, œufs, auxquelles s'ajoutent un hypopygium du mâle aux caractères variables. Par contre certains caractères de la femelle et même aussi de l'œuf permettent d'en faire toujours une distinction morphologique nette ; c'est une espèce qui semble mal fixée dans sa morphologie. L'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*, bien qu'ayant des caractères saisonniers variables surtout dans l'indice maxillaire et quelques-uns aussi dans la morphologie de l'œuf, se rapproche beaucoup en hiver de la forme *atroparvus*. Du reste ROUBAUD et GASCHEN (1933) disent qu'il n'est pas possible de différencier les œufs de ces

deux formes et qu'il faut avoir recours à d'autres caractères, dont l'indice maxillaire ; or nous avons vu que lui aussi était variable. Il ne reste par conséquent que les caractères biologiques, qui soient capables de différencier nettement ces deux formes. Les expériences de croisement faites par DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1934) entre les formes *labranchiae* et *atroparvus* donnant des « hybrides » possédant des organes génitaux bien développés, celles de ROUBAUD, de CORADETTI (1934) montrent qu'il y a aussi une grande parenté, pour le moins entre les deux formes. Les notions de zoophilie et de sténogamie ou d'eurygamie, seraient alors pour ROUBAUD, avec le mode d'hibernation dans les diverses contrées, les seuls caractères primordiaux permettant d'individualiser les « races ».

Or en Corse nous avons réussi *une fois* à obtenir la fécondation de l'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* dans une cage de 0 m. 70, ce qui montre que quelquefois, dans des circonstances exceptionnelles et impossibles à définir, une race habituellement eurygame peut présenter des individus sténogames. A ce sujet nous devons remarquer que les méthodes d'élevage des anophèles, que ROUBAUD a eu le grand mérite de mettre au point, sont encore loin des conditions optima de vie, permettant une étude très précise de ces divers phénomènes biologiques. En particulier la grosse mortalité que l'on a dans les élevages d'été, complique souvent l'interprétation des phénomènes, puisqu'on ne fait plus les observations que sur un petit nombre de survivants, ayant plus ou moins souffert : c'est ce que nous avons constaté toujours dans nos tentatives d'élevages, en prenant notre bureau comme chambre de vol pour les formes eurygames.

Les expériences de croisement des diverses races avec la forme *atroparvus* faites par les auteurs cités précédemment, permettent de penser qu'il y a bien deux grands groupes (probablement deux « variétés » véritables, l'une comprenant la forme *labranchiae atroparvus*, l'autre la forme *maculipennis messeae*), qui seraient aussi séparées entre elles que de l'espèce voisine *sacharovi*. Quant aux autres formes décrites elles doivent pouvoir rentrer dans ces trois grands groupes. Non pas que l'on doive nier les caractères biologiques différents ou même morphologiques, mais il faut attendre que des élevages en série, dans les conditions optima,

puissent renseigner d'une façon très précise, *pour tous*, sur la fixité ou la variabilité de ces caractères, qui peuvent n'être dus qu'à des conditions extérieures, climatiques ou géographiques, différentes.

Si la connaissance du comportement biologique de chaque peuplement anophélien local présente la plus haute importance au point de vue du paludisme, on ne doit pas non plus oublier que le point de vue scientifique seul doit être considéré pour la détermination des espèces, des races, des variétés, si l'on veut éviter de trop grandes confusions et la multiplication des « races » et des « variétés » à l'infini.

CHAPITRE VI

VARIATION DES GÎTES A ANOPHELES MACULIPENNIS SUIVANT LES SAISONS ET LES RACES

A propos de l'interprétation des statistiques précédentes sur la morphologie des œufs d'*Anopheles*, nous avons mentionné l'importance qu'il y a à tenir compte des gîtes saisonniers. On laissera de côté la question du nombre des *Anopheles* dans les gîtes, sa décroissance ou son augmentation suivant les conditions extérieures, pour ne nous occuper que d'une question moins clairement élucidée, ayant trait, surtout, aux modifications de gîtes observées dans les différentes formes de l'*Anopheles maculipennis*, suivant les saisons. Nous y joindrons l'*Anopheles sacharovi* qui est très voisin.

Toutes les observations que nous relatons ont été faites dans deux régions de la plaine orientale corse : à Casabianda et dans la plaine de Marana.

Divers gîtes ont été suivis, que nous répartissons en trois catégories : lieux inhabités, étables et maisons. Parmi les gîtes les plus difficiles à déterminer, il faut noter les lieux inhabités, qui trop souvent ne sont pas explorés ; ce qui fait qu'en certaines saisons on peut passer à côté d'une faune adulte assez importante, si on se contente de rechercher les moustiques dans les étables ou les maisons.

Le tableau ci-joint résume la quantité moyenne de femelles récoltées dans chaque abri : cette moyenne repose sur des récoltes faites en décembre et janvier et en juillet et août.

Cette moyenne est obtenue par addition de la récolte totale dans des lieux déterminés, et division par le nombre de jours aussi bien en hiver qu'en été, car aux deux saisons il y a renouvellement de la faune, principalement de l'*Anopheles*

GÎTES		<i>A. maculipennis</i>			<i>A. sacharovi</i>
		TYPE	<i>labbranchiae</i>	<i>messae-melanoon</i>	
Hiver	Etables	2	3	1	20
	Gîtes inhabités	0	25	4	8
	Maison	0	1	0	0
Été	Etables	5	201	23	204
	Gîtes inhabités	0	0	0	0
	Maison	0	42	1	53

sacharovi et de l'*Anopheles maculipennis* forme *labbranchiae* ; ce qui prouve combien l'hibernation est relative en Corse. Il n'y a presque pas de diapause, nous avons un peuplement presque uniquement « homodyname », d'après la classification de ROUBAUD.

Voici quelques chiffres à ce sujet, qui prouvent le renouvellement de la faune en hiver :

	DANS UNE ÉTABLE	DANS DEUX GÎTES INHABITÉS	
		I	II
7-2-33	4	2	
10-2-33	1	1	
15-2-33	5	1	
28-12-33	5	0	
30-12-33	2	1	
4-1-34	7	0	8
7-1-34	1	1	2
12-1-34	3	2	4
21-1-34	2	0	3
30-1-34	1	1	1
2-2-34	3	3	2
7-2-34	2	4	0
14-2-34	4	1	3
20-2-34	0	1	4
25-2-34	1	0	10
1-3-34	4	2	2
5-3-34	5	1	0
7-3-34	10	1	1

Le renouvellement hivernal est certes moins actif qu'en été, mais il existe d'une façon très nette et par rapport au faible nombre des femelles hibernantes il est assez important. Du reste, en 1925, Ch. JOYEUX avait déjà remarqué que l'on rencontrait assez souvent des femelles gorgées de sang en hiver ; depuis 1930 nous en avons régulièrement trouvé une proportion de 10 % gorgées récemment et cela tant dans les gîtes inhabités que dans les étables. De même la ponte est obtenue très facilement en hiver au laboratoire à une température de 16° après seulement deux ou trois jours de captivité et sans qu'il ait été besoin de faire piquer les femelles. Ceci pour les femelles de l'*Anopheles sacharovi* et d'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*. Par contre pour obtenir des œufs des formes *messeae* et *melanoon*, pendant les mois de décembre et janvier, il fallait un séjour beaucoup plus long au laboratoire, et en général, *mais non toujours*, les faire piquer un cobaye ; dès le mois de février ces formes pondaient des œufs dans les mêmes conditions et aussi rapidement que l'*Anopheles sacharovi* et la forme *labranchiae*.

En hiver, le premier tableau indique que l'*Anopheles sacharovi* s'éloigne des maisons et reste de préférence dans les étables ; par contre il ne semble pas rechercher les lieux inhabités. Les gîtes d'hiver de cette espèce sont par conséquent différents des gîtes d'été. VOGEL et MARTINI (1927) l'ont aussi trouvée près des animaux en hiver, bien qu'elle semble hiberner.

En Palestine, d'après les nombreux travaux de MER et KLIGLER (1932), l'*Anopheles sacharovi* pique souvent en hiver. Par contre en Italie, dans la région de Venise, il hibernerait complètement. En Corse, nous constatons que, très fréquent dans les habitations en été, il les quitte peu à peu à partir de novembre pour n'y revenir que vers avril et cependant il n'est pas en diapause vraie, puisqu'il se gorge volontiers de sang et qu'il pond. Voilà donc encore un comportement différent de la même espèce dans des régions différentes, déterminé certainement par des conditions locales climatiques et autres, sans que, pour l'expliquer, on soit obligé de penser à l'existence de « variétés » nouvelles.

Signalons enfin, ainsi que MER l'a observé (1931), que la fécondité des femelles est moindre en hiver, car nous avons trouvé en général des pontes de 90 œufs seulement pendant

la période froide. Mais contrairement à lui nous constatons qu'elles mûrissent parfaitement leurs œufs et cela sans qu'il soit nécessaire de les nourrir de sang au laboratoire depuis leur capture.

La forme *labranchiae* de l'*Anopheles maculipennis* prédomine en décembre dans les lieux inhabités où elle devient 5 ou 6 fois plus nombreuse que l'*Anopheles sacharovi*, alors que la proportion est inverse dans les étables. Sa présence dans les maisons est exceptionnelle, et coïncide presque toujours avec une élévation passagère de la température, comme on en observe fréquemment dans le Midi ; ce qui explique sans doute les cas de paludisme d'hiver, rares mais incontestables. Cette tendance de la forme *labranchiae* à rechercher en hiver les lieux inhabités a été peu remarquée ; elle tient sans doute, à notre avis, comme presque tous ces phénomènes de la biologie du moustique, aux conditions particulières locales. Cependant MAYER et WEYER (1932) signalent qu'en Allemagne, au début de l'hibernation, un éloignement momentané du bétail, chez la forme *labranchiae*.

Nous avons signalé que les anophèles pouvaient en hiver se rencontrer quelquefois dans les maisons, à la faveur de quelque élévation de température ; or il faut faire remarquer que dans la plaine corse, pendant l'hiver, les anophèles sont certainement éloignés des maisons principalement par la fumée que l'on y rencontre habituellement et due à ce que l'on ne brûle guère que des bois verts ; aussi chaque fois que nous avons trouvé des anophèles, était-ce à la faveur du beau temps, pendant lequel il n'y a pas besoin de se chauffer.

Cette condition locale doit certainement entrer en ligne de compte, car en hiver, au cours des récoltes, il m'est arrivé souvent d'être piqué ; de même, rapportées au laboratoire, les femelles se gorgeaient très volontiers sur l'homme et le cobaye. A ce sujet, nous ne donnerons pas de temps d'attaque de l'homme ou des animaux car nous avons eu l'occasion de remarquer que dans les essais de gorgement sur deux individus différents, les temps d'attaque étaient très différents parfois. C'est ainsi qu'expérimentant avec un homme peu sensible aux piqûres de moustique et un autre individu particulièrement attaqué dans la nature, nous avons eu les résultats suivants :

a) *Individu I* : attaqué et piqué presque aussitôt qu'il introduisait le bras dans la cage.

Individu II : attaqué seulement après un temps très long, 4 à 6 minutes.

b) Si on mettait un cobaye dans la cage en même temps que le bras de l'individu II, on pouvait constater que les *Anopheles* attaquaient aussi le cobaye après quelques minutes, mais en général avant l'homme.

Si par contre on mettait le même cobaye dans la cage en même temps que l'individu I, tous les *Anopheles* attaquaient immédiatement l'homme, avant le cobaye.

Donc dans ce cas spécial il faut bien penser que le moustique a été attiré vers la proie davantage par un tropisme, peut-être d'ordre olfactif, plutôt que par un *instinct* aveugle le portant à piquer l'homme plutôt que les animaux ou inversement.

Ces expériences ont été faites avec des femelles d'*Anopheles sacharovi* et d'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae*, provenant d'élevages de larves écloses au laboratoire.

Remarquons enfin dans les deux cas, qu'une fois l'attaque déclenchée, les femelles se sont toujours gorgées plus vite sur l'homme que sur le cobaye, comme ROUBAUD l'avait déjà démontré pour une souche des marais pontins.

Dans le cas des *Anopheles maculipennis* formes *messeae* et *melanoon*, nous avons fait, partiellement, les mêmes observations que LA FACE (1933) en Italie : ces formes gagnent les gîtes inhabités pendant le début de l'hiver et alors ils sont difficilement réactivables par la chaleur ; par contre dès la moitié de janvier nous les avons vu, en Corse, regagner les étables et se comporter, au point de vue réactivation et ponte, comme la forme *labranchiae*, contrairement à ce qui a été observé en Allemagne par MARTINI.

En résumé l'*Anopheles sacharovi* et la forme *labranchiae* présentent une hibernation conditionnelle (BRUMPT) due au froid, déterminant un engourdissement plus ou moins important ; les autres formes par contre, au début de l'hiver, semblent présenter une réactivation beaucoup moins facile, mais très rapidement ils prennent une caractéristique identique.

En été, les gîtes sont beaucoup moins variables suivant les espèces et formes : toutes se rencontrent en majorité dans les étables, par contre les maisons sont envahies presque uniquement par l'*Anopheles sacharovi* et l'*Anopheles maculi-*

pennis forme *labranchiae*. Les formes *messeae* et *melanoon* ne se rencontrent guère que dans les étables, nous en avons seulement rencontré quelques femelles dans les maisons où leur présence est exceptionnelle ; mais rappelons que la Corse n'est guère favorable à leur étude puisque, dans la plaine, elles ne représentent pas plus de 5 % du peuplement total.

Quant à l'*Anopheles maculipennis* type nous l'avons seulement trouvé 9 fois en un an : 2 fois en hiver et 5 fois en été dans la même étable, ce qui ne permet de rien dire à son sujet.

De cette brève étude des gîtes à laquelle quelques observations biologiques ont été ajoutées, nous pouvons conclure que, d'une façon générale, les maisons, en Corse, sont abandonnées habituellement par tous les anophèles en hiver ; que les formes *labranchiae* et *messeae* présentent une sorte de ségrégation hibernale les poussant vers les lieux inhabités, sans toutefois que, dans la première forme, l'activité soit suspendue entièrement ; que l'*Anopheles sacharovi* recherche peu les lieux inhabités et reste dans les étables en présentant toujours une certaine activité.

On observe donc soit des gîtes saisonniers totalement différents, soit des gîtes avec une proportion relative différente des formes et espèces, suivant les saisons.

Ces faits sont importants à bien connaître si l'on veut baser les études morphologiques sur des individus récoltés dans la nature et à propos desquels la notion de statistique intervient toujours plus ou moins.

Ces diversités de gîtes, s'accompagnant généralement, comme il a été vu précédemment, de variations morphologiques et compliquant encore l'étude de ces questions, doivent rendre très prudent dans l'interprétation, surtout s'il s'agit de créer des races ou variétés nouvelles par cette seule étude.

TROISIEME PARTIE

EXPÉRIENCES

Au cours des deux parties précédentes, et principalement dans la seconde, il nous a été donné d'étudier divers culicidés dans des conditions de vie dissemblables. En particulier on a vu que le froid et les modifications extérieures qu'il détermine peuvent amener des variations morphologiques très importantes tant sur les œufs que sur les adultes.

En outre, nous avons signalé que certains organes étudiés avaient un rôle biologique controversé.

Dans cette dernière partie ces divers points seront étudiés expérimentalement. Nous pensions primitivement les étudier tous dans la même espèce.

En réalité, l'impossibilité d'élever facilement les plus intéressantes (*Anopheles sacharovi*), ou des difficultés de manipulations nous ont amené à employer des espèces et même des genres différents, suivant les expériences.

C'est ainsi que pour la détermination du rôle respiratoire des papilles anales nous nous sommes adressé aux larves de *Theobaldia annulata*, tandis que pour l'étude de la diapause nous avons employé celles de l'*Anopheles bifurcatus*. Enfin pour les expériences sur l'action du froid et de divers facteurs, à tous les stades évolutifs, c'est avec les *Anopheles maculipennis* et *sacharovi* que nous avons fait notre étude.

CHAPITRE VII

INFLUENCE DE L'ASPHYXIE SUR LES LARVES

Dans la première partie on a vu la morphologie comparée des papilles anales de quelques culicidés. Or leur rôle est encore mal élucidé. Si BERLESE (1909) constate que « la physiologie de la respiration dans les branchies rectales est peu claire », on peut dire qu'aujourd'hui, malgré de nombreux travaux, elle n'est pas entièrement satisfaisante en ce qui concerne les papilles anales des *Culicidae*.

DA COSTA-LIMA (1914), expérimentant sur des larves d'aedes, trouve que, par ablation des papilles, les individus ainsi traités meurent rapidement, si on les prive d'air ; nous discuterons plus loin cette expérience. KALANDADS (1933) lui aussi assigne aux papilles un rôle respiratoire très important et il arrive à la conclusion que c'est grâce à ces organes que des larves d'*Anopheles maculipennis* peuvent vivre trois jours privées d'air ; dans les mêmes conditions expérimentales, en été, des larves de *Culex* vivraient quatre jours, mais il faut apporter des restrictions à ces expériences. Par contre DE BOISSEZON (1930) affirme « que les lames anales n'ont rien de commun avec des branchies au point de vue fonctionnel », s'appuyant en particulier sur les conclusions de ENGEL (1924) tendant à démontrer le rôle excrétoire de CO² exercé par les papilles rectales des *Eristalis*. WIGGLESWORTH (1933) pense lui aussi que les papilles anales des *Culicidae* ont un rôle prédominant d'absorption de l'eau et qu'elles ne serviraient que d'une façon tout à fait incidente dans la respiration ; il appuie cette opinion sur le fait qu'il a pu faire évoluer des larves sans branchies, mais avec un grand ralentissement.

lissement dans le développement ; il ne nie donc pas systématiquement le rôle respiratoire de ces organes, il l'admet même partiellement.

Devant ces résultats contradictoires en apparence, nous avons essayé de reproduire quelques-unes de ces expériences, afin de voir s'il était possible de concilier les interprétations diverses, qu'on a données, souvent, de faits en apparence assez divergents.

Pour cela on s'est adressé de préférence aux larves de *Theobaldia annulata*, car c'est le matériel le plus gros et le plus facile à manipuler, en même temps qu'il est doué d'une grande vitalité ; accessoirement nous nous sommes servi de larves d'*Anopheles* et de *Culex*.

Dans une première série d'expériences il a été procédé à l'ablation des papilles anales d'un certain nombre de larves et il a été déterminé leur résistance à l'asphyxie, comparativement avec des témoins.

Si l'on fait cette expérience, on s'aperçoit rapidement que, malgré son air très simple, elle est assez difficile à réaliser, ce qui n'est rien, mais surtout qu'elle est sujette à présenter des causes d'erreur multiples, qui peuvent conduire aux interprétations les plus fausses.

Pour être valable il faut d'abord que cette expérience soit faite en présence de témoins mis dans des conditions rigoureusement identiques.

Pour arriver à cette fin il faut couper avec le plus grand soin les papilles anales à leur base. Mais ce n'est pas suffisant et l'étude de la morphologie de ces organes prouve que cette opération sera plus sérieuse que de couper une simple soie, puisque c'est une partie du corps assez complexement organisée. Il ne faut donc pas expérimenter immédiatement avec ces larves, qui sont fortement traumatisées et qui peuvent mourir très rapidement, pour une cause tout à fait différente de celle recherchée expérimentalement. Il faut attendre que la plaie causée soit cicatrisée et que la larve ait survécu à l'ablation. Cette cicatrisation se fait assez rapidement en quelques jours dans les cas favorables et les larves peuvent alors, seulement, être utilisées. Mais nous avons tou-

jours observé une mortalité rapide très importante, due certainement au traumatisme et qui n'a rien à voir avec la respiration.

Sur des larves ainsi traitées et cicatrisées, nous avons pu d'abord confirmer entièrement les expériences de WIGGLESWORTH (1933) : les larves peuvent parfaitement survivre à l'ablation des papilles anales. C'est ainsi qu'en été nous en avons conservé pendant plus d'un mois, ce qui prouve aussi que leur évolution était très ralentie, puisque nous avons toujours pris des larves au quatrième stade dans la nature. Les papilles anales n'ont donc pas un rôle primordial dans la respiration et la vie des larves, ce qui n'est pas pour nous étonner.

Ce premier point étant acquis, il a été institué l'expérience suivante :

On met dans un vase d'un litre et de 10 cm. de diamètre, 12 larves de *Theobaldia annulata* au quatrième stade, récoltées dans la nature et gardées dans l'eau de ce même gîte.

Dans deux autres vases identiques on met 12 larves de la même espèce, au même stade et de la même provenance ; dans ces récipients semblables toutes ces larves sont dépourvues de papilles et cicatrisées ; dans l'un des tubes on met une fine toile grillagée à environ 3 cm. en dessous du niveau de l'eau de façon que les larves ne puissent pas venir respirer l'air atmosphérique. Enfin dans un quatrième vase identique on met dans les mêmes conditions de privation de l'air atmosphérique 12 larves normales auxquelles on n'a pas enlevé les papilles.

En observant chaque jour les divers vases, laissés à la température ordinaire, on constate que les larves avec papilles, privées de l'air atmosphérique, survivent en moyenne quatre jours, tandis que celles dont on a enlevé expérimentalement les papilles ne survivent au maximum que trois jours.

Par contre, si elles ne sont pas privées d'air avec ou sans papilles, on n'observe aucune mortalité.

Le tableau ci-joint résume la moyenne de 7 séries d'expériences, faites avec des larves de *Theobaldia annulata* au quatrième stade récoltées dans la plaine orientale corse, au début de la saison froide.

LARVES DE <i>Theobaldia annulata</i> AU QUATRIÈME STADE				
SOUIMISES A LA PRIVATION D'AIR		TÉMOINS		MORTES LE
AVEC PAPILLES	SANS PAPILLES	AVEC PAPILLES	SANS PAPILLES	
0	2	0	0	1 ^{er} jour.
1	1	0	0	2 ^{me} jour.
8	82	0	2	3 ^{me} jour.
72	1	0	1	4 ^{me} jour.
3		0	0	5 ^{me} jour.

Si on opère à basse température, les phénomènes observés sont les mêmes mais plus lents, la survie étant toujours plus longue. Par contre si on expérimente en plein été on a une mortalité si grande et immédiate, après ablation des papilles, que nous avons rapidement renoncé à faire les expériences à cette saison.

On peut conclure que, comme beaucoup d'insectes, les larves de *Theobaldia annulata* ont une grande résistance à l'asphyxie ; que les papilles anales ne jouent pas un rôle primordial de suppléance ; que cependant la mortalité massive que l'on observe au bout d'un temps relativement fixe, dans des conditions identiques, pour des larves privées d'air, est un peu plus rapide chez les larves privées de papilles que chez celles qui en sont pourvues.

La suppléance respiratoire aquatique doit donc être assurée, comme chez d'autres insectes, soit par les téguments, soit par le rectum, grâce à la très riche ramification des trachées à ce niveau, les échanges étant favorisés par la dévagination du rectum.

On peut penser avec WIGGLESWORTH que les papilles ont un rôle respiratoire incident.

Quant à la constatation du rougissement du rouge neutre à leur niveau et que DE BOISSEZON a mis en évidence chez la larve de *Culex pipiens*, elle a été facilement obtenue, tant chez les larves de *Theobaldia annulata* que d'*Anopheles maculipennis* et d'*Anopheles bifurcatus*. D'autre part la réaction des peroxydases, suivant le procédé de PRENANT, a donné des résultats discordants suivant les individus, mais en général négatifs.

CHAPITRE VIII

ETUDE DE L'HIBERNATION DES LARVES DE L'ANOPHELES BIFURCATUS ET DES CAUSES AMENANT LA RUPTURE DE LA DIAPAUSE

Les phénomènes d'hibernation chez les insectes sont connus depuis longtemps, mais, comme le fait remarquer G. COUSIN dans sa thèse (1932), c'est seulement depuis relativement peu de temps que les auteurs ont cherché à en déterminer les causes d'apparition ou de rupture. Dans le groupe des *Culicidae* les recherches de ROUBAUD et de ses collaborateurs, depuis 1922, sont particulièrement nombreuses et importantes. Elles se rapportent presque uniquement, ainsi que celles de VAN THIEL, de DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL, de CORADETTI, aux moustiques hibernant à l'état adulte et en particulier aux *Anopheles maculipennis* des diverses formes.

Aussi après les expériences précédentes qui ont montré que le froid ralentissait l'évolution chez les larves de *Theobaldia annulata*, avons-nous cherché à déterminer quelles causes étaient capables de faire cesser la diapause d'une espèce qui hiberne en Corse à l'état larvaire, l'*Anopheles bifurcatus*.

Il a été nécessaire de procéder par tâtonnements, car il nous a été impossible de faire des élevages de cette espèce. Cependant nous avons été guidé par quelques faits observés dans la nature, permettant de prévoir dans une certaine mesure les causes extérieures amenant la diapause. Il faut préciser à ce sujet que nous employons le mot de diapause dans le sens que lui a donné HENNEGUY (1904) et que tous les auteurs emploient depuis.

Rappelons brièvement que pour ROUBAUD la diapause, dans certaines espèces et « races » culicidiennes, est cycliquement obligatoire dans la vie de l'insecte et indépendante des facteurs thermiques extérieurs. Par contre BRUMPT la croit toujours conditionnelle et liée à la température. DE BOISSEZON (1930-1931) lui donne la même caractéristique essentielle chez *Culex pipiens* et *Theobaldia annulata*. G. COUSIN (1932), après de longues études poursuivies surtout sur *Lucilia sericata*, en possession d'un matériel abondant et homogène, n'admet pas la diapause cyclique et affirme que l'on peut rompre la diapause « lorsqu'on connaît les causes précises qui l'ont déterminée » et que même on peut avoir des élevages ne présentant pas de diapause.

Voyons les observations naturelles qui ont guidé l'expérimentation.

A. — La diapause naturelle est-elle fonction uniquement de la température extérieure ?

Sous ce titre il sera simplement relaté l'ensemble des faits observés dans la nature.

Une telle étude doit évidemment porter sur un ensemble de plusieurs années et en notant les différences thermiques qui se sont produites, ainsi que le régime des pluies.

En effet les saisons « réelles » sont légèrement variables. Or très souvent les publications ne tiennent pas compte de ces changements ; de même on compare fréquemment des observations recueillies en « été » ou en « hiver » dans divers pays, sans mettre assez en relief les modalités particulières et surtout un décalage possible ; si bien qu'une même espèce semble se comporter ainsi très différemment à la même saison alors qu'elle réagit d'une façon absolument identique sous des influences semblables mais décalées. Ceci est évident pour des pays éloignés et aussi pour des pays souvent très proches.

C'est ainsi qu'en Corse la période de froid la plus intense est essentiellement liée au régime des vents en particulier, à l'apparition de la Tramontane. Et encore est-ce variable suivant le versant considéré de l'île.

Les observations que nous relatons ont été faites toutes dans la partie nord de la plaine orientale.

On examinera d'abord les conditions climatiques des diverses années.

En 1931-1932 :

Été chaud et sec. Automne avec pluies peu abondantes et température douce, hiver normal avec les premiers froids en décembre.

En 1932-1933 :

Été moins chaud avec quelques pluies en fin de saison ; automne particulièrement doux (16° dans la journée), début de l'hiver également très doux (14 à 16° dans la journée) jusqu'à la deuxième semaine de janvier, la température tombe alors brusquement à 0° la nuit et 11° au maximum à midi. Donc le froid survient brusquement et en retard très notable sur l'année précédente.

En 1933-1934 et en 1934-1935 :

Après deux étés assez dissemblables, l'automne, puis l'hiver surviennent à des dates sensiblement identiques à celles observées en 1931-1932.

Pendant ces trois hivers, où le froid survenait à une date que l'on peut appeler « normale », nous avons toujours observé une concordance presque absolue entre le début de l'hibernation des larves d'*Anopheles bifurcatus* et l'apparition des premiers froids réels.

Par contre en 1932-1933 les adultes n'ont pas attendu les premiers froids normaux pour disparaître des étables et les larves mises dans de vastes cristallisoirs ont hiberné jusqu'au printemps. Cependant cette disparition des adultes et cette hibernation des larves fut légèrement en retard sur ce que l'on observait les autres années. La température avait par conséquent agi pour retarder la disparition des adultes ; cependant les larves sont entrées en diapause avant que le froid ne soit survenu, ce qui a coïncidé avec un ralentissement de la végétation et aussi une moins grande abondance de la nourriture dans les gîtes.

B. — La diapause naturelle cesse-t-elle dès que le froid est passé ?

Dans ce cas non plus, bien qu'étant sans doute le facteur le plus important, la chaleur ne paraît pas toujours avoir un rôle exclusif.

Au cours des années normales pendant lesquels le froid disparaît vite, on trouve très rapidement des *Anopheles bifurcatus* femelles dans les étables. C'est ainsi que Ch. JOYEUX, en 1926, trouvait dans la plaine orientale corse les premières nymphes le 26 janvier. Pendant les années 1932, 1934, 1935, nous avons fait des constatations identiques. Par contre, en 1933, à cette époque il était possible d'en trouver dans la nature ; de même les larves au quatrième stade des élevages faits à la température extérieure étaient aussi toujours en diapause. La température du début de février était de 14-16° dans la journée et cependant la diapause ne fut pas rompue. Les premières nymphes parurent seulement le 20 février. Remarquons que pendant cet hiver la diapause s'était produite avec un retard notable, comme nous l'avons exposé plus haut.

Ces observations semblent prouver que, pour être efficace, l'élévation de température doit, soit agir pendant un temps assez long, soit indirectement sur d'autres facteurs pour amener la fin de la diapause.

L'étude expérimentale suivante faite à la lumière de ces faits donnera quelques renseignements.

C. — Etude expérimentale de quelques facteurs pouvant influencer la diapause

Etant dans l'impossibilité de faire des élevages complets de *Anopheles bifurcatus* et par conséquent de déterminer dans les stades antérieurs les causes d'établissement de cette diapause, nous avons essayé de déterminer les facteurs qui peuvent faire cesser cette diapause. Leur recherche est évidemment empirique, aussi avons-nous, d'une part, essayé

l'influence des facteurs naturels et, d'autre part, celle de facteurs qui se sont montrés actifs dans la réactivation d'autres insectes, en particulier ceux qui furent employés par ROUBAUD (1929) pour ses études sur *Aedes argenteus*.

Comme témoins des expériences nous avons pris des larves dans la nature et dans les mêmes gîtes, les conditions qui avaient déterminé la diapause étant sans doute identiques ; c'est évidemment un fait impossible à prouver, mais pourtant probable.

1° LA CHALEUR EST-ELLE UN FACTEUR RÉACTIVANT IMMÉDIAT ET IRRÉSISTIBLE ?

On porte des larves au quatrième stade à diverses températures constantes, à raison de trois par cristallisoir de 25 cm., afin d'éviter l'encombrement et l'auto-intoxication.

Ces expériences reprises (10 fois) chaque année avec des larves récoltées dans la nature et en diapause ont donné les résultats suivants :

LARVES	TEMPÉRATURE 0°.8°	TEMPÉRATURE 10°.16°	TEMPÉRATURE 18°	TEMPÉRATURE 30°
Développement observé pendant 10 jours	aucun	aucun	aucun	mort rapide

A ces températures la nymphose ne se produit pas, tout au moins après une période courte. A 16 et 18° elles étaient cependant douées d'une plus grande activité. A 30° la mort fut rapide.

Ces larves étaient ensuite laissées en expérience. Au bout de trois semaines il n'y avait encore aucune évolution à 16°, par contre à 18° les premières nymphes commençaient à apparaître vers le dix-septième jour. Enfin après quatre semaines d'observation la nymphose était générale à 18° et se produisait dans plus de la moitié des cas à 16°.

On peut en conclure qu'une élévation moyenne, mais continue de la température, incapable de faire cesser rapidement la diapause, peut, si on prolonge son action, déterminer la nymphose et cela dans un temps d'autant plus court que la

température est plus haute ; cependant une trop rapide et trop intense élévation thermique détermine la mort des larves en expérience.

Dans une autre série d'expériences nous avons cherché l'influence des changements brusques et répétés de température sur les larves hibernantes.

Des larves mises en expérience dans les mêmes conditions que précédemment étaient soumises chaque jour à des variations de température de 4 à 18° : dans ce cas nous n'avons constaté aucune nymphose. De plus la mortalité s'est révélée considérable. Cette expérience confirme du reste ce que SEPULCRI et VIDAL (1929) avaient vu.

2° LE SIMPLE RENOUVELLEMENT DE L'EAU PEUT-IL ÊTRE RÉACTIVANT ?

Toujours dans les mêmes conditions nous avons changé l'eau des cristallisoirs deux fois par jour, pendant 10 jours. Là encore nous avons observé une plus grande activité dans les cristallisoirs à eau changée que dans ceux où l'eau était restée, tous étant à la température du laboratoire et pourvus de nourriture. Aucune nymphose ne se produisait.

3° LES OXYDANTS PEUVENT-ILS RÉACTIVER LES LARVES HIBERNANTES ?

Pensant que l'oxydation des eaux est plus intense au printemps qu'en hiver, nous avons essayé l'action de divers oxydants. Cette action des oxydants avait été mise en lumière par ROUBAUD (1929), qui l'avait employée pour obtenir une réactivation rapide des œufs d'*Aedes argenteus*. Mais dans ce cas on peut faire intervenir un rôle primordial à l'action de « décapage » exercée par l'oxydant sur le chorion de l'œuf, tandis que dans le cas de larves une telle action ne peut guère entrer en ligne de compte.

Première expérience :

Procédant dans le même esprit que pour les expériences précédentes, il a toujours été fait des essais nombreux mais sur peu de larves à la fois, afin d'éviter la mortalité par auto-intoxication : trois larves au quatrième stade dans un cristallisoir de 300 cc.

Le premier cristallisoir contenant de l'eau de rivière, les deux autres de l'eau du gîte même de capture des larves ; dans l'un de ces derniers nous ajoutons III gouttes d'eau de Javel du commerce avec un compte-goutte normal.

Le tableau résume les expériences :

	EAU DE RIVIÈRE	EAU DU GÎTE	EAU DU GÎTE + III GOUTTES EAU DE JAVEL
1 ^{er} jour	larves actives	larves peu actives	larves actives
2 ^{me} jour	»	»	»
3 ^{me} jour	»	»	nymphes 75 %
4 ^{me} jour	»	»	nymphes 20 %

On constate qu'en quatre jours 95 % des larves hibernantes avaient rompu leur diapause et avaient donné des nymphes.

Signalons que 5 % ne donnèrent jamais de nymphes.

Ces nymphes continuèrent à se développer et donnèrent des adultes en moyenne au bout de 7 jours.

Ces expériences ont été faites à la température du laboratoire, c'est-à-dire à 10° de minima la nuit et 16° de maxima le jour.

Deuxième expérience :

L'expérience précédente a été répétée, non plus à la température du laboratoire, mais à la température extérieure au moment des périodes froides (0°-10°).

Résumons sous forme de tableau les résultats :

	EAU DU GÎTE	EAU + III GOUTTES EAU DE JAVEL LE PREMIER JOUR DE L'EXPÉRIENCE
1 ^{er} jour	rien	larves actives.
2 ^{me} jour	»	»
3 ^{me} jour	»	»
4 ^{me} jour	»	On ajoute III nouvelles gouttes d'eau de javel : larves actives.
5 ^{me} jour	»	»
6 ^{me} jour	»	»
7 ^{me} jour	»	nymphes 25 %.
8 ^{me} jour	»	nymphes 60 %.

Dans ces deux séries d'expériences il est à noter qu'il y a toujours un certain déchet de larves qui meurent après un temps plus ou moins long sans avoir donné d'adultes, c'est un fait constant qu'il est impossible actuellement d'expliquer.

L'expérimentation précédente montre que l'adjonction d'une très faible dose d'eau de Javel (des quantités importantes tuant les larves) à une eau contenant des larves en diapause amène une cessation rapide de cette diapause à la condition que les cristallisoirs soient à la température du laboratoire (10°-16°). Si ces gîtes artificiels sont soumis à une température basse de 0° à 8°, la réactivation est plus difficile à obtenir (7 jours en moyenne) et encore après adjonction d'une nouvelle dose d'eau de Javel, en général.

L'action de l'eau de Javel semble indéniable pour amener une réactivation rapide des larves en diapause de l'*Anopheles bifurcatus*.

Il faut remarquer aussi que la chaleur joue un rôle important. Son rôle favorisant est considérable, comme le prouve la première expérience, mais à elle seule elle est incapable de rompre rapidement la diapause naturelle des larves, tandis que l'action d'une élévation thermique conjuguée avec celle de l'oxydant amène une nymphose rapide.

L'action de l'eau de Javel seule n'est pas non plus suffisante pour rompre très rapidement la diapause, il faut une action plus prolongée et répétée.

Troisième expérience :

Toujours dans les mêmes conditions et avec un matériel et des témoins identiques, nous avons essayé l'action de divers

	EAU SEULE	EAU + III GOUTTES MnO ⁴ K ² A 1 %	EAU + III GOUTTES H ² O ² 12 VOL.
1 ^{er} jour	rien	larves actives.	larves actives.
2 ^{me} jour	»	»	»
3 ^{me} jour	»	»	»
4 ^{me} jour	»	»	nymphes 35 %.
5 ^{me} jour	»	nymphes 40 %.	nymphes 50 %.
6 ^{me} jour	»	nymphes 50 %.	nymphes 5 %.
7 ^{me} jour	»	adultes 6 à 7 jours après, dans les deux cas.	

oxydants afin de savoir si ce n'était pas plutôt l'action irritante des hypochlorites qui était le facteur déterminant. Nous avons employé le permanganate de potasse et l'eau oxygénée.

Ces expériences faites à la température du laboratoire, à 10°-16°, montrent que l'oxydant agissant en quantité faible et à une température modérée, amène une réactivation rapide des larves, à vrai dire un peu plus lente et moins massive, dans ces deux derniers cas, qu'avec l'eau de Javel. Cela tient peut-être à l'action plus irritante du chlore, qui vient s'ajouter à l'action proprement oxydante.

Si on opère avec ces oxydants à des températures basses, on obtient très difficilement la réactivation, après un temps long et des doses répétées, comme avec l'eau de Javel.

La chaleur par conséquent joue là encore un rôle favorisant important.

D. — Y a-t-il dans la nature des éléments comparables à ceux employés dans l'expérimentation ?

La diapause naturelle des larves d'*Anopheles bifurcatus* pouvant être rompue rapidement d'une façon expérimentale par une action conjuguée de la chaleur et des oxydants, il était intéressant de rechercher, dans la nature, si des conditions s'en rapprochant pouvaient s'y rencontrer. On est guidé dans cette voie par le fait général que les élevages sont d'autant plus rapides et prospères que les gîtes artificiels contiennent des plantes et sont exposés à l'action du soleil ; de même les gîtes naturels où l'on rencontre le plus de larves sont ceux où la végétation immergée est la plus abondante. Cependant cette action combinée de la chaleur et des plantes demande certaines conditions pour être favorable. C'est ainsi que si on expose au soleil, pendant longtemps, des larves d'*Anopheles bifurcatus* d'été, dans un cristalliseur ne contenant pas de plantes ou une très faible quantité, elles meurent en grand nombre sans donner de nymphes ; par contre avec un tapis de plantes vertes elles vivent et se développent bien. Tout se passe comme si la lumière solaire ne devait pas agir directement sur les larves, mais par l'intermédiaire de la végétation, en amenant une plus active oxydation de l'eau

et le développement d'une micro-faune et flore plus abondante.

Cette hypothèse et nos expériences semblent en désaccord complet avec les faits relatés par CABALLERO (1919) et par MATHESON et HINMAN (1931) qui ont remarqué l'influence empêchante des *Chara* pour le développement des larves de moustiques dans les gîtes qui en contiennent. De plus ils ont démontré expérimentalement qu'un courant violent d'oxygène passant dans des gîtes artificiels tue les larves, ce qui d'après eux expliquerait l'action empêchante des *Chara* par une trop active formation de bulles d'oxygène par ces plantes.

La partie expérimentale ne doit pas surprendre par son résultat, car nous avons vu que l'action des oxydants, pour être favorisante, doit être très faible ; dès qu'elle est trop importante elle devient au contraire néfaste et tue les larves.

Quant à l'action défavorable des *Chara*, son interprétation en a été beaucoup plus prudente sous la plume de DE BUCK, SCHOUTE et SWELLENGREBEL (1934), qui arrivent à la conclusion suivante, qui est également la nôtre : « Ce n'est pas là une preuve de l'action larvicide des *Chara*. C'est seulement le manque de nourriture qui fit périr les larves, celles-ci se développaient tout aussi bien entre le *Chara foetida* comme ailleurs, quand la nourriture ne manquait pas ».

Cette action favorisante des plantes et du soleil est du reste très inégale suivant les espèces culicidiennes considérées ; c'est ainsi qu'elle est peu importante pour les larves de *Culex pipiens*, *Culex hortensis*, *Anopheles plumbeus*, *Aedes mariae*, etc., en un mot pour toutes les espèces qui ne recherchent pas d'une façon particulière les gîtes à végétation ; il s'agit sans doute là d'une adaptation biologique.

Cette action des plantes et du soleil, qui paraît si évidente dans la nature sur la plupart des larves d'*Anopheles*, est aussi capable de jouer un rôle important dans la cessation de la diapause des larves d'*Anopheles bifurcatus*.

Expérience :

On met dans des cristallisoirs, comme nous l'avons déjà dit, des larves d'*Anopheles bifurcatus* capturées, en diapause, dans la nature. On porte ces cristallisoirs à la température du laboratoire (10°-16°) et on les expose à travers les vitres

du laboratoire à la lumière directe du soleil de 11 heures à 15 heures. Dans un cristallisoir on met de l'eau seule et dans deux autres des branches de *Myriophyllum*, bien vivantes, du laboratoire. Dans un autre cristallisoir on met aussi les plantes identiques, mais plongées rapidement dans une solution de sublimé et lavées immédiatement après dans de l'eau bouillie, afin, autant que possible, de diminuer les germes divers que ces plantes pourraient amener.

Ainsi dans ce troisième cristallisoir la nourriture des larves sera certainement moins importante que celle du second, car on pourrait objecter que la transformation en nymphes est due à la nourriture supplémentaire apportée en même temps que les plantes dont la présence favorise le développement.

	EAU SEULE	EAU AVEC PLANTES	EAU STÉRILISÉE ET PLANTES PLONGÉES DANS LE SUBLIMÉ ET LAVÉES
1 ^{er} jour	rien	rien.	rien.
2 ^{me} jour	»	»	»
3 ^{me} jour	»	»	»
4 ^{me} jour	»	1 nymphe.	»
5 ^{me} jour	»	21 »	3 nymphes.
6 ^{me} jour	»	8 »	15 »
Adultes 6 à 9 jours après dans les deux cas.			

Cette expérience faite avec seulement 27 larves dans chaque groupe et, comme on le voit, avec un assez gros déchet en III, montre cependant d'une façon très nette une action réactivante rapide grâce à trois facteurs conjugués : température du laboratoire, présence des plantes et lumière solaire tous les jours. Cette expérience n'a pas été répétée plus souvent à cause des conditions qu'elle demande : période de froid coïncidant avec une période sans nuage assez longue permettant l'exposition journalière des cristallisoirs à la lumière solaire.

Cette action est peut-être celle qui normalement s'accomplit dans la nature au printemps où ces divers facteurs se trouvent réunis : élévation de la température, action solaire, activité plus grande de la végétation avec oxydation plus prononcée de l'eau.

Nous avons dit que cette action est générale et s'étend à

tous les *Anophelinae* recherchant les gîtes à plantes immergées. C'est en particulier le cas de l'*Anopheles maculipennis*. Aussi ne relaterons-nous que pour mémoire l'expérience suivante, qui confirme ce que nous avons vu à propos des larves hibernantes d'*Anopheles bifurcatus*. On met dans des cristallisoirs des larves d'*Anopheles maculipennis* du même âge au quatrième stade avec de l'eau à 20° et des plantes (*Ceratophyllum*) en plus ou moins grande quantité ou sans.

	EAU SEULE I	EAU + UNE BRANCHE DE <i>Ceratophyllum</i> II	EAU + ÉPAIS TAPIS DE <i>Ceratophyllum</i> III
1 ^{er} jour	Larves.	Larves.	Larves.
2 ^{me} jour	L.	L.	L., Nymphes.
3 ^{me} jour	L.	L.	L., N.
4 ^{me} jour	L.	L., Nymphes.	L., N., Adultes.
5 ^{me} jour	L.	L., N.	L., N., A.
6 ^{me} jour	L.	N.	N., A.
7 ^{me} jour	L.	N., Adultes.	A.
8 ^{me} jour	L.	N., A.	A.
9 ^{me} jour	Nymphes.	A.	

On constate très nettement en III une accélération très importante du développement, la nymphose se produisant trois fois plus vite qu'en I. Il est évident que le facteur nourriture est important à considérer, mais nous avons vu qu'à lui seul il n'est pas tout. Cette expérience explique en outre l'influence nocive des pompages insuffisants des marais, qui amènent une condensation de la végétation dans les canaux et secondairement une accélération du développement anophélien.

CHAPITRE IX

INFLUENCE DE DIVERS FACTEURS SUR LE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS DES LARVES ET DES NYMPHES

On a vu que la température avait une influence notable sur la rupture de la diapause de l'*Anopheles bifurcatus* et aussi sur la ponte des femelles des diverses formes de l'*Anopheles maculipennis*, dont les œufs, sous l'influence de la température, présentent une morphologie différente. Dans ce dernier chapitre l'action thermique, surtout celle du froid, sera étudiée sur les œufs, sur les larves et les nymphes.

Pour l'étude des œufs nous nous sommes adressé à l'*Anopheles maculipennis*, car il est possible d'avoir des œufs en été et en hiver en réactivant par la chaleur les femelles en diapause plus ou moins complète, et ensuite parce qu'il est intéressant de voir si les diverses formes de cette même espèce (et de l'espèce voisine, *Anopheles sacharovi*) se comportent d'une façon identique à ce sujet.

A. — Influence du froid sur les œufs de l'*Anopheles maculipennis* et de l'*Anopheles sacharovi*

Toutes les expériences ont été faites en partant d'œufs pondus au laboratoire et provenant de femelles capturées dans la nature.

L'étude a porté sur l'influence d'un froid assez intense et constant, afin de savoir si l'hibernation des œufs était un fait possible. MARCHOUX (1925) avait émis l'hypothèse que

Anopheles maculipennis hibernait en Corse sous forme d'œufs. Ch. JOYEUX, en 1916, avait déjà prouvé que l'on rencontrait des adultes d'*Anopheles maculipennis* en Corse comme partout ailleurs et que, de même, *Anopheles bifurcatus* y hibernait sous la forme larvaire. Nous fîmes les mêmes constatations depuis 1931 et jamais nous n'avons trouvé d'œufs d'anophèles dans la nature en hiver. Cependant les observations de MARTINI et HECHT (1929), d'après lesquelles les femelles d'*Anopheles bifurcatus* pondraient leurs œufs principalement à sec sur le bord des gîtes, pourraient faire penser que les *Anopheles maculipennis* pourraient agir de même en hiver, ce qui expliquerait qu'on ne trouve pas leurs œufs : nous verrons plus loin que cette hypothèse n'est pas à retenir.

Reste à savoir si les œufs sont capables de supporter un froid vif. Ce froid vif existe dans la nature, même en Corse, et peut s'exercer très bien sur les *Anopheles maculipennis* de la montagne, qui sont encore très abondants à 500 mètres.

1° INFLUENCE DU FROID PROLONGÉ SUR LES ŒUFS PONDUS PAR DES FEMELLES HIBERNANTES

Nous avons choisi pour nos expériences des femelles en pleine diapause au mois de janvier et aussi des femelles de février et même du début de mars.

Nous les avons mises à la température du laboratoire (11° à 16°) afin de provoquer des pontes.

Nous avons employé des œufs d'*Anopheles sacharovi*, et d'*Anopheles maculipennis* formes *labranchiae*, *messeae-melanoon* et aussi sept fois seulement *A. maculipennis* type. Ces pontes étaient divisées en deux, les unes étaient placées dans des cristallisoirs laissés à la température du laboratoire et servaient de témoins, les autres étaient portées dans une glacière à la température constante de 4° environ. Ces études répétées en 1933-1934 et 1935 (sauf en ce qui concerne l'*Anopheles maculipennis* type pour lequel il a été expérimenté seulement en 1935) ont donné toujours approximativement des résultats identiques, dont le tableau suivant va donner la moyenne et un résumé.

ESPÈCES ET FORMES	ÉCLOSION		
	TEMP. LABORATOIRE	A 4°	APRÈS 4°, REMIS A LA TEMP. LABORATOIRE
<i>A. sacharovi</i>	5 à 7 jours	aucun développem ^t au bout de trois mois	aucun développem ^t
<i>A. maculipennis</i> , <i>labranchiae</i> ..	»	»	»
<i>A. maculipennis</i> , <i>messeae-</i> <i>melanoon</i>	»	»	»
<i>A. maculipennis</i> , type	»	»	»

Quelles conclusions peut-on tirer de ces faits ?

D'abord qu'aucune différence n'existe entre l'*Anopheles sacharovi* et les diverses formes de l'*Anopheles maculipennis* quant au comportement de leurs œufs placés à 4°.

D'autre part on constate que les œufs pondus par des femelles hibernantes et réactivées au laboratoire, conservés pendant trois mois en moyenne à 4° (et même seulement deux mois pour certains d'entre eux), non seulement ne se développent pas, mais encore sont tués par le froid, puisque remis à la température du laboratoire ils ne se développent pas. Ces œufs étaient pourtant parfaitement vivants à la ponte et les œufs témoins, placés à une température convenable, donnaient des larves bien constituées au bout de 5 à 7 jours.

2° INFLUENCE DU FROID PROLONGÉ SUR LES ŒUFS PONDUS PAR DES FEMELLES EN PLEINE ACTIVITÉ ESTIVALE

Des expériences identiques furent répétées en été avec des femelles capturées dans la nature, afin de vérifier avec un matériel plus abondant les expériences d'hiver ; or on est très surpris de voir que les résultats ne concordent plus et que le comportement des œufs est tout différent.

Seuls les témoins étaient mis dans des conditions un peu différentes à la température de 25 à 30°, qui était alors en moyenne la température d'été du laboratoire.

Le tableau suivant résume les expériences, qui portent uniquement sur les deux espèces de beaucoup prédominantes en Corse.

ESPÈCES	ÉCLOSION EN	
	A LA TEMP. DU LABORATOIRE	A 4°
<i>A. maculipennis</i> , forme <i>labranchiae</i>	48 heures en moyenne au plus	18 à 20 jours en moyenne
<i>A. sacharovi</i>	48 heures en moyenne au plus	18 à 30 jours en moyenne avec un déchet d'environ 30 %

Il n'a pas été signalé dans ce tableau les résultats acquis avec deux pontes d'*Anopheles maculipennis* forme *messeae* ni avec une ponte d'*Anopheles maculipennis* type, car elles n'ont pas pu être répétées ; cependant dans ces trois cas les résultats obtenus furent identiques à ceux de la forme *labranchiae*. On constate là encore que le comportement est le même sensiblement à 4°. Mais ce qui est important à mettre en lumière, c'est la possibilité du développement à une aussi basse température. Cependant l'*Anopheles sacharovi* présente une plus grande sensibilité au froid, puisque la mortalité des œufs atteint une moyenne de 30 %.

Comment expliquer ces faits que des œufs pondus par des femelles en hiver résistent moins au froid que des œufs pondus par des femelles en pleine activité estivale ? Sans doute les œufs d'hiver obtenus après réactivation et bien que parfaitement aptes à donner des larves sont doués d'une vitalité moins grande que ceux d'été. Ce qui s'accompagne du reste d'une moins grande fécondité. Déjà MER avait signalé que les pontes d'hiver de l'*Anopheles sacharovi* en Palestine étaient moins importantes que celles d'été (1931) ; nous avons retrouvé le même phénomène en Corse où les femelles d'hiver de cette espèce nous donnaient régulièrement des pontes faibles, rarement plus de 90 œufs, ainsi qu'on l'a déjà signalé.

Il est cependant un point qu'il faut signaler dans ces ex-

périences : pour l'observation des œufs on est obligé d'ouvrir la glacière deux fois par jour ; cette opération est évidemment rapide ; elle est pourtant capable d'élever très légèrement la température en été, quand la température extérieure est voisine de 30° ; c'est là une cause d'erreur que nous n'avons pu éviter, elle nous paraît du reste à peu près négligeable.

Quant à l'eau qu'il fallait ajouter de temps à autre aux cristallisoirs en expérience, elle provenait d'un récipient conservé à la même température, à la glacière.

Remarquons enfin que toutes les femelles utilisées provenaient uniquement de gîtes naturels et jamais d'élevages.

Un facteur qui lui aussi doit être envisagé est celui de la réactivation des femelles hibernantes ; la chaleur qui amène artificiellement une ponte qui normalement ne se produirait pas dans la nature, provoque peut-être la ponte d'œufs moins résistants aux conditions extérieures défavorables.

Par ailleurs le même phénomène s'est produit avec des formes anophéliennes « homodyniques » et « hétérodyniques », suivant la terminologie de ROUBAUD, sans qu'on ait pu constater la moindre différence de comportement ; il s'agit donc probablement d'une action tout à fait générale et qui aurait agi sur l'état antérieur des femelles.

Ces faits sont à rapprocher de ceux signalés par FALLERONI (1924) observant une certaine stérilité des femelles des étables en hiver, ou encore des faits interprétés par ROUBAUD (1920) comme une suspension évolutive ovarienne chez les femelles hibernantes par suite d'intoxication. Par contre BRUMPT (1925) a constaté en Normandie, au mois d'avril, avec une température de 10°-12°, une évolution constante des œufs pondus, ce que nos expériences confirment entièrement pour la Corse.

DE BOISSEZON (1930) a constaté que les œufs de *Culex pipiens* étaient incapables d'évoluer aux températures de 5°.

On voit donc combien ces phénomènes sont complexes ; toutefois les expériences relatées peuvent expliquer dans une certaine mesure les observations divergentes des divers auteurs ; tout au moins en ce qui concerne les anophèles, seuls étudiés, puisque l'on a une évolution ou pas, non seulement, suivant la température, mais encore suivant l'état de diapause ou non des femelles pondeuses.

En pratique les froids modérés seraient compatibles avec une éclosion des œufs en hiver, tandis que les froids de 4° au moins, et prolongés, la rendraient impossible, alors qu'en été le froid expérimental serait impuissant à arrêter l'éclosion dans la plupart des cas.

L'action retardatrice du froid sur l'éclosion ou accélératrice de la chaleur a toujours porté sur des froids relatifs ; c'est ainsi que BRUMPT (1925) constate que les œufs d'*Anopheles* en Normandie éclosent en 8 jours à 10-12°. DE BUEN en Espagne (1930) voit l'éclosion se produire en 48 heures à 27-29° et en 72 heures à 22-25°.

Les études sur les œufs des *Aedes* ont été plus poussées car l'expérimentation en est plus facile. ALLEN MAIL (1930), en partant d'œufs d'*Aedes campestris* récoltés en juillet et maintenus entre 0° et 10°, constate que leur évolution est toujours possible après 20 mois, si on les réactive par une température de 22° : or si le phénomène que nous avons observé n'est pas identique, il prouve une vitalité elle aussi très considérable de l'œuf d'été et sa résistance particulière au froid prolongé. Il ne faut pourtant pas oublier que certains œufs de l'*Aedes argenteus* sont particulièrement résistants, comme ROUBAUD (1929) l'a bien précisé par de nombreuses expériences. Les résultats trouvés avec cette espèce ne doivent donc pas être généralisés à tous les *Culicidae*, puisque nous avons constaté que tous les œufs d'*Anopheles maculipennis* et d'*Anopheles sacharovi* pondus par des femelles d'hiver étaient tués par le froid prolongé.

B. — Influence de divers facteurs extérieurs sur l'éclosion des œufs d'*Anopheles* *maculipennis* et d'*Anopheles sacharovi*

Dans un chapitre précédent il a été vu que divers oxydants pouvaient influencer très notablement l'évolution des larves de certains *Anophelinae*. D'autre part les expériences de ROUBAUD sur les œufs de l'*Aedes argenteus* montrent que cette action des oxydants peut aussi s'exercer sur les œufs, qu'il divise même en deux formes biologiquement différentes suivant qu'une telle réactivation est possible ou non.

Ces diverses données ont incité à rechercher si une action identique ne pouvait pas jouer aussi un rôle chez les *Anopheles maculipennis* et *sacharovi*.

1° INFLUENCE DES OXYDANTS

Les oxydants qui, en réalité, doivent surtout agir par décapage des enveloppes et favoriser ainsi l'éclosion devraient *a priori*, si leur action n'est pas trop intense, agir favorablement sur tous les œufs.

Expériences :

On met des œufs, de la même ponte, dans des cristallisoirs identiques de 300 cc. contenant de l'eau de rivière. On ajoute à chaque cristallisoir, sauf un servant de témoin, III gouttes d'eau de Javel ou III gouttes d'une solution de permanganate de potasse à 1 % ou III gouttes d'eau oxygénée à 12 volumes. Les expériences sont faites avec des œufs d'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* et d'*Anopheles sacharovi*, pondus par des femelles d'été ou d'hiver.

a) *Œufs pondus par des femelles d'été*. — Le tableau suivant donne les résultats moyens :

ESPÈCES	300 CC. EAU SIMPLE	300 CC. EAU + EAU DE JAVEL	300 CC. EAU + MnO^4K^2	300 CC. EAU + H^2O^2
<i>A. maculipennis labranchiae</i>	éclosion en 48 h. au plus	id.	id.	id.
<i>A. sacharovi</i> ..	éclosion en 48 h. au plus	id.	id.	id.

On constate que l'adjonction des oxydants en faible dose n'a amené aucune modification dans le temps d'éclosion des œufs tant chez l'*Anopheles maculipennis* que chez l'*Anopheles sacharovi* (les expériences étant faites toutes à la température du laboratoire).

b) *Œufs pondus par des femelles en hibernation.* — Après réactivation très facile des femelles capturées dans leurs gîtes d'hiver, l'expérience précédente a été répétée :

ESPÈCES	300 CC. EAU SIMPLE	300 CC. EAU + EAU DE JAVEL	300 CC. EAU + MnO^4K^2	300 CC. EAU + H^2O^2
<i>A. maculipennis labran- chia</i>	éclosion en 7 jours de moyenne	id.	id.	id.
<i>A. sacharovi</i> ..	éclosion en 7 jours de moyenne	id.	id.	id.

Dans ce cas encore, les oxydants ne jouent aucun rôle. Seule la température du laboratoire étant plus basse agit, comme toujours, en retardant l'éclosion des œufs de chaque espèce.

Donc les œufs d'anophèles étudiés, tant pondus en hiver qu'en été ne sont nullement influencés, pour l'éclosion, par l'adjonction des oxydants. Il semble bien que ce soit là une preuve de plus de la non-existence d'œufs d'hiver durables dans ces espèces, si on compare avec ce qui se passe chez l'*Aedes argenteus*.

2° AUTRES INFLUENCES

Dans une dernière série d'expériences, on a essayé de voir si deux des facteurs qui se retrouvent continuellement dans la nature peuvent exercer une influence sur l'éclosion des œufs des anophèles ; ce sont la salinité des eaux et leur plus ou moins grande richesse en plantes immergées.

Les expériences ont été conduites comme précédemment avec un matériel identique récolté toujours dans la même région.

Le tableau suivant donne les résultats :

ESPÈCES		300 CCL EAU SEULE	EAU + NaCl 7 %	EAU + NaCl 20 %	EAU + NaCl 7 % + <i>Ceratophyllum</i>	EAU + <i>Ceratophyllum</i>
<i>A. maculip. labranchiae</i>	été ..	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus
	hiver.	7 jours	7 jours	7 jours	7 jours	7 jours
<i>A. sacharovi</i>	été ..	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus	éclosion en 48 h. au plus
	hiver.	7 jours	7 jours	7 jours	7 jours	7 jours

Les expériences ont été faites à la température du laboratoire. Là encore, seule la température est venue modifier le rythme des éclosions dans les deux espèces, les autres facteurs envisagés n'ont eu aucune influence, pas plus que l'état antérieur des femelles dont ils provenaient.

Quant à l'influence de la dessiccation, qui, elle aussi, est un facteur important dans la nature, principalement en été, nous n'avons pu que confirmer à ce sujet les travaux de CHRISTOPHERS et STEPHENS (1900), de GRAY (1900), de NUTTALL (1901), de FALLERONI (1924), de BRUMPT (1925). Nous avons eu des conservations de trois jours en moyenne en hiver et de deux jours en été, en chaleur *humide* au laboratoire, tant avec des œufs d'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* qu'avec des œufs d'*Anopheles sacharovi*. Cette courte résistance des œufs à la dessiccation, ne permet pas non plus d'admettre l'existence d'œufs d'hiver, restant sur la vase et n'éclosant qu'au premières inondations printanières. Cependant cette résistance relative doit entrer en ligne de compte dans une certaine mesure car elle est en corrélation avec un autre phénomène d'observation courante : les œufs ont une tendance après la ponte à monter par capillarité le long des parois des cristallisoirs ou des tiges des plantes verticales si on a eu soin d'en placer dans ces gîtes artificiels ; il s'ensuit une mise à sec par l'évaporation continue, d'où une grande mortalité, si le niveau d'eau n'est pas rétabli.

Par contre, si ces œufs sont à nouveau immergés deux ou trois jours après par addition d'eau, ils peuvent en général éclore.

Ces phénomènes se produisent continuellement dans la nature et doivent commander en grande partie la plus ou moins grande abondance de la faune anophélienne.

Ces faits sont à rapprocher de ceux observés par MARTINI (1920-25) et HECHT (1929), et déjà rapportés, d'après lesquels l'*Anopheles bifurcatus* pond ses œufs en majeure partie sur la terre ferme. Un phénomène identique peut donc s'observer aussi chez les *Anopheles maculipennis* et *sacharovi*, mais par suite d'influences secondaires : capillarité et évaporation.

Ceci permet peut-être d'expliquer partiellement l'apparition massive d'anophèles adultes, souvent observée lors des pluies d'été, en dehors, bien entendu, de l'étendue plus ou moins grande des gîtes larvaires.

C. — Influence du froid sur le développement des larves et des nymphes

Les larves d'anophèles se développent, suivant une loi générale, d'autant plus vite que la température est plus élevée et que l'eau des gîtes est plus riche en plantes immergées et en nourriture. Nous ne reviendrons pas sur un fait aussi connu. Nous voulons simplement terminer ce chapitre en donnant brièvement une sorte d'évaluation de la résistance au froid vif et prolongé, des larves et des nymphes de l'*Anopheles maculipennis*, de l'*Anopheles sacharovi*, de *Theobaldia annulata* et de *Culex pipiens*. Les résultats généraux ont été les mêmes dans ces différentes espèces, provenant toutes de la plaine orientale corse.

A 4° les larves au premier stade succombent très rapidement. Celles aux deuxième et troisième stades succombent moins vite, mais plus rapidement cependant que celles au quatrième stade, enfin les nymphes montrent le maximum de résistance. Rappelons aussi que l'adulte présente une résistance beaucoup plus grande encore, puisqu'on peut le conserver pendant des mois à cette température et lui faire reprendre ensuite une activité normale.

Dans ces conditions, il n'y a pas évolution. Si on remet des nymphes ayant séjourné quelques jours (10 à 15) à 4° à une température plus élevée (16-18°), on assiste à près de 50 % d'éclosions d'adultes; nous avons observé ce fait même après 38 jours avec *Theobaldia annulata*. Une évolution dans de telles conditions se produit aussi le plus souvent avec des larves au quatrième stade remises à une température de développement optima. Mais aux autres stades la mortalité est forte et rapide. La résistance au froid semble fonction du degré d'évolution chez les larves, les plus jeunes étant les moins résistantes, ce qui ne saurait surprendre. Par contre, la grande résistance des nymphes à un froid intense et prolongé, avec possibilité fréquente d'évolution ultérieure peut étonner davantage, puisque aucune des espèces étudiées n'hiberne à ce stade. Ceci semble prouver qu'en réalité, expérimentalement, on peut produire artificiellement un ralentissement temporaire de l'évolution à un stade quelconque; une sorte de diapause, autre que celles que l'on observe dans la nature pour les mêmes espèces, les conditions étant différentes. La température joue donc un rôle capital dans l'évolution des *Culicidae* et en particulier l'action du froid, qui a toujours montré son influence prédominante, mais en fonction, souvent, de l'état du moustique à un stade antérieur.

CONCLUSIONS

I. — Il n'existe aucune différence morphologique des pièces bucco-pharyngées, du tube digestif et des papilles anales chez les larves au quatrième stade des différentes formes de l'*Anopheles maculipennis*.

II. — L'étude comparée de ces différents organes chez *Theobaldia annulata*, *Anopheles maculipennis* et *Anopheles bifurcatus* montre qu'il y a peu de différence entre deux espèces de même genre et aussi entre des genres voisins. Par contre, certains points particuliers ont pu être précisés.

III. — Les pièces bucco-pharyngées contribuent à former la majeure partie du pharynx de la larve. Elles sont homologuées à un épipharynx et un hypopharynx réunis par une membrane chitineuse transparente, qui se prolonge par l'intima chitineuse de l'intestin antérieur.

L'épipharynx, qui est la partie la plus intéressante, comprend une pièce chitineuse renforcée, en contact avec la lèvre supérieure ; elle se prolonge par deux arcs chitineux dirigés en arrière, qui protègent ou soutiennent trois paires d'arcs chitineux caractéristiques. Les arcs de soutien sont réunis par une membrane chitineuse formant le plafond du pharynx. Cet organe, d'aspect circulaire vu d'en haut, occupe près des deux tiers de la tête, il est dirigé d'avant en arrière et de bas en haut avec en outre une concavité antéro-postérieure et supérieure. En dessous est l'orifice buccale et enfin une plaque chitineuse rectangulaire renforcée, réunie à la plaque mentale, c'est l'hypopharynx à la base duquel débouchent les glandes salivaires.

IV. — L'armature bucco-pharyngée, comprenant cet ensemble précédent, présente des variations assez considéra-

bles suivant les espèces et les genres. Par contre, les diverses formes d'une même espèce ne montrent que des variations bien faibles.

a) Chez les larves de *Culex* les épines des arcs sont nettement séparées, rarement en pseudo-dents. La partie basale est sans touffe de poils, mais possède des plis transversaux et latéraux autour de l'orifice buccal. Ces plis sont plus nombreux chez *Culex hortensis* que chez *Culex pipiens*.

b) Chez les larves d'*Anopheles* les épines des arcs sont séparées et fines, rarement en pseudo-dents. La partie basale est ornée d'une touffe de poils sur un substratum présentant des ornements irrégulièrement rectangulaires. La touffe de poils importante chez l'*Anopheles maculipennis* des diverses formes, chez l'*Anopheles sacharovi* et l'*Anopheles bifurcatus*, l'est beaucoup moins chez l'*Anopheles algeriensis*.

c) Chez les larves de *Theobaldia annulata*, les épines sont dentiformes et grandes. La partie basale est ornée d'une touffe importante de poils réunis en mèches, sur un substratum plissé.

V. — L'armature bucco-pharyngée primitivement lisse chez les jeunes larves venant d'éclore, s'orne ensuite de rangées de petites épines, qui, finalement, donnent naissance, dès le troisième stade larvaire, à des arcs épineux semblables à ceux de la larve au quatrième stade, mais plus petits.

A tous les stades, la disposition générale et les rapports sont les mêmes.

VI. — L'étude comparée, chez la larve, du tube digestif proprement dit, montre qu'au niveau du proventricule les sinus sont plus grands chez *Theobaldia annulata* que chez *Anopheles maculipennis* et l'*Anopheles bifurcatus*. De même on remarque chez *Theobaldia annulata* un épaissement chitineux sur la face externe proventriculaire du sinus.

Les cæcums digestifs des *Anopheles maculipennis* et *bifurcatus* sont souvent inégaux, ceux de la face ventrale pouvant être rudimentaires.

On peut mettre en évidence sur la membrane péritrophique de l'*Anopheles bifurcatus* des ornements rudimentaires au niveau de l'intestin grêle ; ce sont des rangées de petites épines de 2 μ de moyenne et disposées assez régu-

lièrement autour de cette membrane. Elles sont absentes chez *Theobaldia annulata* et *Anopheles maculipennis*. Les autres parties du tube digestif sont sensiblement identiques, sauf quelques variations de taille.

VII. — Les papilles anales des larves ne montrent pas non plus de différence dans les diverses formes d'une même espèce. Dans un genre donné elles ont en général la même morphologie, seules les dimensions changent. Par contre, les modes de division des troncs trachéaux sont assez constants dans les divers genres étudiés ; c'est l'élément le plus caractéristique de la papille.

Dans une même espèce, les dimensions de la papille varient avec certains facteurs : sel des gîtes, saison et altitude.

VIII. — L'indice maxillaire des femelles adultes des *Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* et *Anopheles sacharovi* varie dans la nature avec la saison ; faible en été il est plus élevé en hiver. Ce fait doit entrer en ligne de compte dans la détermination des diverses formes d'une même espèce, si l'on prend, comme base d'une classification, cet indice.

IX. — Les œufs des *Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* et *Anopheles sacharovi* pondus normalement en été ou après réactivation par la chaleur des femelles d'hiver présentent des variations morphologiques importantes. Les œufs d'hiver de l'*Anopheles sacharovi* ont des flotteurs tandis qu'ils en sont dépourvus en été, comme ce qui a été observé en Palestine. Les œufs de l'*Anopheles maculipennis* forme *labranchiae* ont en hiver des œufs plus sombres et avec des flotteurs plus grands, à nombre de côtes plus élevé que ceux d'été ; ils se rapprochent alors davantage de ceux de la forme *atroparvus* des Pays-Bas.

Il y a donc des variations saisonnières qui se rapprochent des variations géographiques, accentuant encore la parenté entre deux formes très voisines comme *labranchiae* et *atroparvus*.

X. — Ces variations morphologiques saisonnières s'accompagnent de variations biologiques. Les diverses formes de l'*Anopheles maculipennis* choisissent des gîtes d'été et des gîtes d'hiver dissemblables ; de même pour l'*Anopheles sacharovi*.

XI. — L'étude expérimentale des larves de l'*Anopheles bifurcatus* au moment de la diapause montre que l'on peut faire cesser rapidement cette diapause grâce à l'action conjuguée de la chaleur et des oxydants. Ces éléments séparés n'agissent que lentement.

XII. — L'éclosion des œufs des diverses formes corses de l'*Anopheles maculipennis* n'est influencée ni par les oxydants, ni par la salinité des eaux, ni par la présence de plantes, seule la température agit sur elle.

Les œufs des femelles hivernantes mis à 4° n'éclosent pas et ne sont pas réactivables si on les met ensuite à une température favorable. Par contre, les œufs pondus par des femelles en pleine activité estivale peuvent éclore à 4°, après un temps assez long. Ce fait semble bien prouver que la conservation de l'espèce sous forme d'œufs d'hiver est impossible.

Aux mêmes froids les jeunes larves sont tuées rapidement, la résistance aux basses températures allant en augmentant avec l'âge pour atteindre son maximum avec la nymphe et enfin l'adulte.

Les observations sont identiques en ce qui concerne l'*Anopheles sacharovi*.

XIII. — Une étude expérimentale du rôle des papilles anales chez les *Culicidae* est en faveur d'un rôle secondaire et accessoirement respiratoire de ces organes.

BIBLIOGRAPHIE

1925. ADLER (S.) et THEODOR (O.). — On the Minutus group of the genus *Phlebotomus* in Palestine. *Bull. Ent. Res.* XVI, p. 399.
1926. ALESSANDRI (G.) et MISSIROLI (A.). — Sulla struttura dell'apparato respiratorio delle « *Anopheles* ». *Riv. Mal.* V, p. 35.
1930. ALLEN MAIL (G.). — Viability in eggs of *Aedes campestris* Dyar and Knabs (*Culicidae*). *Sciences*, août.
1932. AUBERTOT (M.). — Origine proventriculaire et évacuation continue de la membrane péritrophique chez les larves d'*Erythralis tenax*. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, p. 743.
1932. AUBERTOT (M.). — Les sacs péritrophiques des larves d'*Aeschna* (Odonate Anisoptère); leur évacuation périodique. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, p. 746.
1933. AUBERTOT (M.). — Sur le proventricule des larves des Diptères Némocères; origine du tube péritrophique et rôles des sinus valvulaires. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, p. 333.
1934. AUBERTOT (M.). — Recherches sur les péritrophiques des insectes et en particulier des Diptères. *Thèse Doctorat ès Sciences. Strasbourg.*
1890. BALBIANI (E. G.). — Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des cryptops. *Arch. zool. exp. et gén.*, VIII, p. 1.
- 1927-28. BARRAUD (P. J.) et COVELL (M. G.). — The morphology of the buccal cavity in Anopheline and Culicine mosquitoes. *The Indian J. of med. research.*, XV, p. 67.
1921. BARRAUD (P. J.). — Mosquitoes collected in Palestine and adjacent territories. *Bull. Ent. Research.*
1934. BARRAUD (P. J.). — A practical entomological course for students of malariology. *Health Bulletin*, XVIII, p. 141 t.a.p.
1897. BERLESE (A.). — Ricerche sugli organi sulla funzione delle digestione negli acari. *Riv. path. veg.*, V, p. 129.
1909. BERLESE (A.). — Gli Insetti. Soc. Ed. Libreria. Milano.
1905. BLANCHARD (R.). — Les moustiques. Histoire naturelle médicale. De Rudeval Ed. Paris.
1929. BOISSEZON (P. de). — Remarques sur les conditions de la reproduction chez *Culex pipiens* pendant la période hivernale. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXII, p. 549.

1929. BOISSEZON (P. de). — Expériences au sujet de la maturation des œufs chez les Culicidés. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXII, p. 684.
1930. BOISSEZON (P. de). — Influence de la température sur la biologie des Culicidés. *Bull. Soc. Zool. France*, LV, p. 255.
1930. BOISSEZON (P. de). — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens* L. *Archives de Zool. exp. et Gén.*, LXX, p. 281.
1932. BOISSEZON (P. de). — L'hibernation conditionnelle chez « *Theobaldia annulata* » Schr. *Ann. Paras.*, X, p. 494.
1897. BORDAS (L.). — L'appareil digestif des Orthoptères. Etude morphologique et physiologique de cet organe et son importance pour la classification des Orthoptères. *Ann. Soc. Nat. Zool.*, V, p. 1.
1902. BORDAS (L.). — Sur l'appareil digestif de quelques lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, LIV, p. 679.
1904. BORDAS (L.). — L'appareil digestif des larves d'Arctiidae (*Spirosoma guliginosa*). *C. R. Soc. Biol.*, LVI, p. 1099.
1904. BORDAS (L.). — Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* L. et de l'*Hydrus caraboides*. *L. C. R. Soc. Biol.*, VI, p. 1100.
1929. BOYD (M. F.) et WEATHERSBEE (A. A.). — Studies on the bionomics of North American Anopelinae. *Amer. J. Hyg.*, XI, p. 682.
1929. BRIGHENTI (D.). — Contributo allo studio dell'*Anopheles sacharovi*. *Riv. Mal.*, VIII, p. 305.
1930. BRIGHENTI (D.). — Osservazioni sulla biologia dell'*Anopheles sacharovi*. *Boll. di Zool.*, I, p. 27.
1930. BRIGHENTI (D.). — Ricerche sull'*Anopheles sacharovi*. *Riv. Mal.*, IX, p. 3.
1925. BRUMPT (E.). — Ponte et résistance des œufs de l'*Anopheles maculipennis*. *Ann. Para.*, III, p. 396.
1925. BRUMPT (E.). — Rapports à la Fondation Rockefeller.
1927. BRUMPT (E.). — Précis de parasitologie. Masson Ed. Paris.
1930. BUEN (E. DE). — Algunos datos sobre biologia de l'*Anopheles maculipennis (claviger)* en sur fase acuatica. *Med. de los pais. calid.*, III, p. 311.
1930. BUEN (S. et E. DE). — Notas sobre la biologia del *Anopheles maculipennis*. *Med. de los pais. calid.*, III, p. 1.
1927. BUCK (A. DE), SCHOUTE (B.) et SWELLENGREBEL (N. H.). — Recherches sur l'Anophelisme sans paludisme aux environs d'Amsterdam. *Riv. Mal.*, VI, p. 8.
1930. BUCK (A. DE), SCHOUTE (E.) et SWELLENGREBEL (N. H.). — Racial differentiation of *Anopheles maculipennis* in Netherlands and its relation to malaria. *Riv. Mal.*, IX, p. 3 t. a. p.
1931. BUCK (A. DE) et SWELLENGREBEL (N. H.). — Das Vorkommen von zwei verschiedenen Rassen des *Anopheles maculipennis*, als Erklärung des Anophelismus sine Malaria in Niederland. *Verhande. Deutsche Zool. Ges.*, p. 225.

1932. BUCK (A. DE), SCHOUTE (E.) et SWELLENGREBEL (N. H.). — Further investigations on the differentiation of *Anopheles maculipennis* in the Netherlands and its bearing on malaria. *Riv. Mal.*, XI, p. 137.
1934. BUCK (A. DE), SCHOUTE (E.) et SWELLENGREBEL (N. H.). — Crossbreeding experiments with dutch and foreign races of *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, XIII, p. 237.
1934. BUCK (A. DE) et SWELLENGREBEL (N. H.). — Further observations on the pattern of the upper surface of the ova in the dutch varieties of *Anopheles maculipennis*. *Proceeding*, XXXVII, p. 578.
1919. CABALLERO (A.). — La *Chara foetida* y las larvas de *Stegomyia*, *Culex* y *Anopheles*. *Bul. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.*, XIX, p. 449.
1899. CHRISTOPHERS (S.). — The anatomy and histology of adulte female mosquitoes. *Rep. Mal. Com. Roy. Soc. London Sec.*, IV, 20 p.
1900. CHRISTOPHERS (S. R.). et STEPHENS (J.). — Further reports to the malaria comitee. *Roy. Soc. London*.
1922. CHRISTOPHERS (S.). — The development and structure of the terminal abdominal segments of the larva. *Indian. Jl. Med. Res.*, X, p. 530.
1931. CHUN (C.). — Ueberd. Ban, d. Entwiklung und physiol. Bedtgr der Rectaldriisen bei d. Insekten. A. X. *Senkenberg naturf. ges.*, X, 1876, Congrès International du paludisme, Alger.
1930. CORADETTI (A.). — Sulle modificazione delle larve di *Anopheles* in relazione col colore dell'ambiente. *Riv. Mal.* IX, p. 689.
1931. CORADETTI (A.). — Alcune osservazioni sulla biologia dell' *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, X, p. 689.
1934. CORADETTI (A.). — Ricerche sperimentali sui caratteri distintivi dell'*Anopheles elutus*. *Riv. Mal.*, XIII, p. 1 t. à p.
1934. CORADETTI (A.). — Sul comportamento sessual dell'*Anopheles maculipennis*, var. *labranchiae*. *Riv. Mal.*, XIII, p. 1 t. à p.
1934. CORADETTI (A.). — Richerche sugli incrici tra le varietà di *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, XIII, p. 1 t. à p.
1934. CORADETTI (A.). — Ricerche sulla biologia delle diverse razze di *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, XIII, p. 1 t. à p.
1914. COSTA LIMA (A. DA). — Contribuição para o estudo da biologia dos Culicideos. Observações sobre a respirações larvas. *Mem. dos Inst. Osw. Cruz.*, VI, p. 18.
1932. COUSIN (G.). — Etude expérimentale de la diapause des insectes. *Bulle. Biol. France et Belgique sup.*, XV, p. 341.
1921. EDWARDS (F. W.). — A revision of the mosquitos of the Palearctic region. *Bull. ent. res.* XII, p. 273.
1926. EDWARDS (F. W.). — Una revizione delle zanzare delle regioni paleartiche. *Riv. Mal.*, V, p. 253.

1924. ENGEL. — Das rectum des Dipteren in morphologischer und histologischer Hinsicht. *Ztschr. f. wissensch. Zool.*, CXXII, p. 503.
1935. FAASCH (W. J.). — Darmkaval und Blutverdauung bei Aphanipteren. *Zeitsch. f. wissensch. Biol.*, XXIX, p. 559.
1924. FALLERONI (D.). — Studio sugli *Anopheli maculipennis* delle Paludi pontine. *Recanati. Rome*.
1926. FALLERONI (D.). — Note sulla biologia dell'*Anopheles maculipennis*. *Riv. mal.*, V, p. 353.
1927. FALLERONI (D.). — Per la soluzione del problema malarico italiano. *Riv. Mal.*, VI, p. 344.
1927. FALLERONI (D.). — Discussione sulla zooprofilassi e sulla biologia degli anofeli italiani. *Riv. Mal.*, VI, p. 751.
1934. GALLIARD (H.) et SAUTET (J.). — *Anopheles sacharovi* et *Anopheles maculipennis labranchiae* dans leurs rapports avec le paludisme en Corse. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVII, p. 855.
1935. GALLIARD (H.) et SAUTET (J.). — Nouvelle contribution à l'étude de l'Anophelisme en Corse. *B. Soc. Path. Exo.*, XXVIII, p. 433.
1932. GIBBINS (E. G.). — A note on the relative size of the anal gills of mosquito larvae breeding in salt and fresh water. *An. trop. med. a. paras.*, XXVI, p. 551.
1902. GILES (G.). — A handbook of the gnats or Mosquitoes giving the anatomy and life history of the *Culicidae*-London. *Bale, sons and Danielsson Ed.*
1900. GRASSI (B.). — Studi di uno zoologo sulla malaria. *Real. Acad. dei Lincei*, IX, p. 215.
1920. GRASSI (B.) et SELLA (M.). — Seconda relazione della lotta antimalarica a Fiumicino. *Ann. Igiene*, XXX, p. 11.
1922. GRASSI (B.). — Animali domestici e malaria. *Ann. Igiene*, XXXII, 1922, p. 6.
1923. GRASSI (B.). — *Anopheli italiani*. *Acad. Naz. dei Lincei*.
1924. GRASSI (B.). — Sull'*Anopheles elutus*. *Acad. Naz. dei Lincei*, XXXIII.
1931. HACKETT (L. W.) et MISSIROLI (A.). — The naturel disappearance of malaria in certain region of Europe. *Amer. Jl. Hyg.*, XIII, p. 57.
1932. HACKETT (L. W.) et MISSIROLI (A.). — Housing as a facor in malaria control. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. a Hyg.*, XXVI, p 65.
1932. HACKETT (L. W.) et MISSIROLI (A.). — The races of *Anopheles maculipennis*. *Amer. Jl. Hyg.*, XVI, p. 137.
1935. HACKETT (L. W.) et MISSIROLI (A.). — Les variétés d'*Anopheles maculipennis* et leur relation avec la distribution du paludisme en Europe. *Pub. Medi. de laos pais. cal.*, VII, p. 1.
1923. HAROLD (C. H.). — The breeding of *Anopheles maculipennis* Meig. in captivity. *Jl. R. Army. Med. Corps*, XLI, p. 282.

1929. HECHT (O.) — Ueber die Eiablage von *Anopheles bifurcatus*. *Arch. f. Sch. u Trop. Hyg.*, XXXIV, p. 640.
1904. HENNEGUY (L.). — Les insectes. Morphologie. Reproduction. Embryogénie. *Masson Ed. Paris*.
1925. IMMS (A. D.). — A general text book of entomology, including the anatomy, physiology, development and classification of insects. *Methuen, London*.
1926. JOYEUX (Ch.). — Rapport à la Fondation Rockefeller.
1933. KALANDADSE (L.). — Materialien zum Studium der atmungsprozesse der Mückenlarven und puppen und der Einwirkung von Petroleum, Beschattung und Verunreinigung des Wassers auf dieselben. *Arch. Sch. Trop. Hyg.*, XXXVII, p. 88.
1899. KARAWIEW (W.). — Ueber Anatomie und Metamorphose der Darmkanals der larve von *Anobium paniceum*. *O. Biol. Central.*, XIX, p. 122.
1926. KLIGLER (I. J.). — The epidemiology of malaria in Palestine. A contribution to the epidemiology of malaria. *Amer. Journ. Hyg.*, VI, p. 431.
1932. KLIGLER (I. J.) et MER (G.). — Studies on Malaria in an Uncontrolled Hyperendemie Area. X. Behaviour of *Anopheles elutus* in relation to housing and malaria. *Riv. Mal.*, XI, p. 551.
1918. KOCH (A.). — Studien an larven von *Culex pipiens* bei der submersion. *Zool. Anz.*, L, p. 105.
1921. KREISEL (Ch.). — Ueber den Einfluss von Sauerstoff, Kohlensäure udd Neutralsalzen auf Culiciden larven und puppen. *M. Zool. inst. West. Wilhelms Univ. Münst.*, III, p. 26.
1926. LA FACE (L.). — Revisions degli Anofelini italiani. *Riv. Mal.*, V, p. 44 et 381.
1931. LA FACE (L.). — Sull'esistenza di razze diverse di *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, X, p. 673.
1933. LA FACE (L.). — Contributo allo studio della biologia delle razze di *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, XII, p. 3.
1932. LANGERON (M.). — Précis de microscopie. *Masson Ed., Paris*.
1863. LEYDIG (F.). — Einiges über den Fettkörper der Arthropoden. *Ar. f. Anat. Physio. u wissenschaft. Med.*, p. 192.
1912. LELAND (O.), HOWARD HARRISON (G.) et KNAB (F.). — The mosquitoes of north and central america and the west indies. *Cornegie Inst. Washington*.
1927. MAC GREGOR (M.). — Mosquito surveys. A handbook for anti-malarial and anti-mosquito field workers. *London*.
1925. MARCHOUX (E.) et RAYNAUD (L.). — Enquête sur le paludisme en Corse. *Organisation d'Hygiène de la S. D. N.*, 21, p. 1.
1924. MARTINI (E.). — Ueber Jugoslawische Anophelen mit besonderer Berücksichtigung der Frage der misanthropen Rassen. *Ar. f. Sch. Trop. Hyg.*, XXVIII, p. 254.

1923. MARTINI (E.). — Lehrbuch der medizinischen Entomologie. Fischer. Iena.
1931. MARTINI (E.). — Die Rassenfrage bei *Anopheles maculipennis*. *Ar. f. Sch. Trop. Hyg.*, XXXV, p. 707.
1931. MARTINI (E.), MISSIROLI (A.) et HACKETT (L. W.). — Versuche zum rassenproblem des *A. maculipennis*. *Ar. Sch. Trop. Hyg.*, XXXV, p. 707.
1932. MARTINI (E.), MAYER (F.) et WEYER (F.). — Ueber die Durchwinterung unserer *Anopheles maculipennis*. *Riv. Mal.*, XII, p. 753.
1933. MARTINI (E.) et ZOTTA (G.). — Races d'*Anopheles maculipennis* en Roumanie. *Organisation d'hygiène de la S. D. N. ; commission du paludisme*.
1933. MARTINI (E.) et TEUBNER (E.). — Ueber des Verhalten von Stechmücken besonder von *Anopheles maculipennis* bei verschiedenen temperaturen und luftfeuchtigkeiten. *Arc. f. Sch. Trop. Hyg.*, XXXVII, p. 1, T. A. P.
1933. MARTINI (E.). — The hypopygium of certain Anophelines. *Proceed. Ent. Soc. of Washington*, XXXV, p. 61.
1930. MATHESON (R.). — The utilization of aquatic plants as aids in mesquito controle. *Amer. Natur.*, LXIV, p. 56.
1931. MATHESON (R.) et HINMAN (H.). — Further work on *Chara* Spp. and other biological notes on *Culicidae* (mosquitoes). *Amer. Journ. Hyg.*, XIV, p. 99.
1929. MEDSCHID (I.). — Interessante varianten der Fühlerschafthaare und Kiemen bei den Ornatus und Echinuslarven. *Arc. f. Sch. Trop. Hyg.*, XXXIII, p. 400.
1886. MEINERT (Fr.). — De encephale Myggelarver. *Danske videnskaberne Selshabs Skrifter*, III, p. 373 (in Blanchard, 1905).
1931. MER (G.). — Notes on the bionomics of *Anopheles elutus*. *Bull. ent. research.*, XXII, p. 137.
1927. MISSIROLI (A.) et HACKETT (L. W.). — La regressione sponanea della malaria in alcune regioni d'Italia. *Riv. Mal.*, VI, p. 193.
1935. MISSIROLI (A.). — Nuova varieta di *Anopheles maculipennis*. *Ann. d'Igiene*, LXV, p.
1924. NITZULESCU (V.). — Contribution à l'étude des culicidés ; denticulation des maxilles de *Culex pipiens*. *Ann. scient. Université de Jassy*, XII, p. 194.
1901. NUTTALL (G.). — The structure and biology of *Anopheles*. The egg and larva. *Journ. Hyg.*, I, p. 50.
1903. NUTTALL (G.) et SHIPPLEY (A.). — Structure and biology of *Anopheles* (*Anopheles maculipennis*, Meigen). *Journ. of Hyg.*, III, p. 166.
1869. OUSTALET (E.). — Note sur la respiration chez les nymphes des Libellules. *Ann. Sci. nat. et zool.*, XI, p.
1847. POUCHET (F. A.). — Sur l'appareil digestif du cousin (*Culex pipiens*). *C. R. Acad. Sciences*, XXV, p. 589.

1899. PRENANT (A.). — Trachées chez les larves de l'Oestre du cheval. *C. R. Soc. Biol.*, I, p. 507.
1925. PURI (I.). — On the life history and structure of the early stages of *simulidæ*. *Paras.*, XVII, p. 295.
1931. PURI (I.). — Larvae of Anopheline mosquitoes, with full description of those of the indian species. *Indian Med. res. memoirs.*, XXI, p. 227.
1887. RASCHKE (E.). — Die larve von *Culex nemorosus*. *Arch. f. Natur.*, LII, p. 133.
1920. ROUBAUD (E.). — Les conditions de nutrition des Anopheles en France et le rôle du bétail dans la prophylaxie du paludisme. *Ann. Inst. Pasteur*, XXXIV, p. 181.
1921. ROUBAUD (E.). — La différenciation des races zootropiques d'Anopheles et la régression spontanée du paludisme. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XIV, p. 577.
1926. ROUBAUD (E.) et COLAS-BELCOURT (J.). — La torpeur hivernale obligatoire et ses manifestations diverses chez nos moustiques indigènes. *C. R. Acad. Sciences*, CLXXXII, p. 871.
1930. ROUBAUD (E.). — Suspension évolutive et hibernation larvaire obligatoire provoquée par la chaleur chez le moustique commun *Culex pipiens* L. Les diapauses vraies et les pseudo-diapauses chez les insectes. *C. R. Acad. Sciences*, CXC, p. 324.
1929. ROUBAUD (E.). — Recherches biologiques sur le moustique commun de la fièvre jaune *Aedes argenteus* Poiret. *Ann. Inst. Pasteur*, XLIII, p. 1093.
1930. ROUBAUD (E.) et TOUMANOFF (C.). — Intoxication d'encombrement chez les larves de *Culex* vivant en milieu non renouvelé. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXIII, p. 978.
1931. ROUBAUD (E.). — Recherches expérimentales sur les générations et les phases biologiques de l'*Anopheles maculipennis* Riv. mal., X, p. 1.
1931. ROUBAUD (E.). — Nouvelle contribution à l'étude du zootropisme anophélien. (*Anopheles maculipennis*). *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXIV, p. 229.
1932. ROUBAUD (E.). — Les races trophiques de l'*Anopheles maculipennis* décelées par les élevages expérimentaux comparés. *C. R. Acad. Sciences*, CXCV, p. 1694.
1932. ROUBAUD (E.) et GASCHEN (H.). — Concurrence larvaire et peuplements anophéliens. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXV, p. 428.
1932. ROUBAUD (E.). — Recherches sur les variations trophiques et biologiques des peuplements d'*Anopheles maculipennis*. Note préliminaire. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXV, p. 755.
1932. ROUBAUD (E.). — Aperçus expérimentaux sur les races trophiques et biologiques de l'*Anopheles maculipennis*. V^e Congrès d'Entomologie, Paris, p. 715.

1932. ROUBAUD (E.). — Recherches sur les variations trophiques et biologiques des peuplements de l'*Anopheles maculipennis*. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXV, p. 755.
1933. ROUBAUD (E.), COLAS-BELCOUR (J.) et GASCHEN (H.). — Etude du comportement sexuel comme caractère génétique chez l'*Anopheles maculipennis*. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVI, p. 27.
1933. ROUBAUD (E.) et GASCHEN (H.). — Insuffisance des caractères de l'œuf pour la distinction des races trophiques et biologiques. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVI, p. 447.
1934. ROUBAUD (E.). — Un type racial nouveau de l'*Anopheles maculipennis*. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVII, p. 737.
1934. ROUBAUD (E.). — Etude du comportement sexuel comme caractère génétique chez l'*Anopheles maculipennis*, 2^e note. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVII, p. 339.
1935. ROUBAUD (E.). — Variété nouvelle de l'*Anopheles maculipennis* au Maroc *A. maculipennis sicaulti* (n. var.). *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVIII, p. 107.
1734. RÉAUMUR (R. DE). Mémoires pour servir à l'histoire naturelle et à l'anatomie des insectes. 6 vol., Paris.
1931. ROY (D.). — The natural breeding habits of *Anophales stephensi* as observed in Calcutta. *Ind Jour. med. research*. XIX, p. 617.
1896. SADONE (J.). — L'appareil digestif et respiratoire des Odonates. *La cellule*, XI, p. 274.
1929. SANTLEBEN (B.). — Anatomie und histologie der abdominal und thorax-muskularur von stechmückenlarven. *Zeitsch. f. Wis. Zool.*, CXXXIV, p. 180.
1928. SAUTET (J.). — La lutte contre le paludisme en Corse. *Thèse méd.*, Paris.
1933. SAUTET (J.). — La diapause hibernale des larves d'*Anopheles bifurcatus*. *Ann. Pars.*, XI, p. 163.
1934. SAUTET (J.). — Contribution à l'étude de l'*Anopheles maculipennis* en Corse. *Ann. Pars.*, XII, p. 8.
1935. SAUTET (J.). — Contribution à l'étude du tube digestif des larves d'*Anopheles* et de *Theobaldia* (note préliminaire). *Ann. Paras.*, XIII, p. 97.
1935. SAUTET (J.). — Influence du froid sur les œufs d'*Anopheles maculipennis*. *C. R. Soc. Biol.*, CXX, p. 412 (N. P.):
1887. SCHNEIDER. — Ueber den Darm der Arthropoden besonders der Insekten. *Zool. Anz.*, p. 139.
1922. SÉGUY (E.). — L'*Aedes jugorum* Vill. et les larves de moustiques à branchies très développées. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XV, p. 25.
1923. SÉGUY (E.). — Histoire naturelle des moustiques de France. *Encyclopédie pratique du naturaliste*, XIV, p. 25.
1924. SÉGUY (E.). — Les moustiques de l'Afrique mineure, de l'Egypte et de la Syrie. *Lechevallier, Ed.*
1932. SENEVET (G.). — Note sur les moustiques I. *Ar. Inst. Pasteur Algérie*, X, p. 471.

1933. SENEVET (G.). — A propos des races d'*Anopheles maculipennis*. Ar. Inst. Pasteur, Algérie, XI, p. 12.
1935. SENEVET (G.). — Les Anophèles de la France et des colonies. Lechevallier Ed., Paris.
1929. SEPULCRI (P.) et VIDAL (E.). — Ibernamento dell'*Anopheles bifurcatus* in provincia di Venezia. Riv. Mal., VIII, p. 585.
1922. SERGENT (Ed. et Et.), PARROT (L.) et FOLEY (H.). — L'armature maxillaire des *Anopheles maculipennis* en pays paludéen. Bull. Soc. Path. Exo., XV, p. 29.
1933. SERGENT (Et.) et TRENSZ (F.). — Notes préliminaires sur la morphologie des œufs d'*Anopheles maculipennis* de France et d'Algérie. Arch. Inst. Pasteur, Algérie, XI, p. 9.
1927. SINTON (J. A.) et COVELL (M. G.). — The relation of the morphology of the buccal cavity to the classification of Anopheline mosquitoes. Indian. Journ. of Med. Research., XV, p. 301.
1934. S. D. N. — Courte instruction pour la détermination des variétés d'*Anopheles maculipennis*. Bull. trimest., VIII, p. 690.
1929. SMORODINZEW (I. A.) et BAGENOWA (A. P.). — Les variations de la teneur en oxygène de réservoirs d'eau artificiels. Recherches sur la biologie des Anopheles. C. R. Soc. Biol., CI, p. 991.
1737. SWAMMERDAM (J.). — Bijbel der nature, of historie der Insecten. Deutsch brugsabe, Leipzig.
1922. SWELLENGREBEL (N. H.). — Het overwinteren van *Anopheles maculipennis* in de omgeving van Amsterdam. Tijdschr. v. Vergel. Geneesk. enz., VII, p. 4.
1929. SWELLENGREBEL (N. H.). — La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociation gono-trophiques) d'*Anopheles maculipennis*, comme cause du paludisme dans les Pays-Bas et ses rapports avec l'infection domiciliaire. Ann. Inst. Pasteur, XLIII, p. 1370.
1933. SWELLENGREBEL (N. H.) et DE BUCK (A.). — Les races hollandaises de l'*Anopheles maculipennis* et leurs rapports avec les races italiennes. Bull. Soc. Path. Exo., XXV, p. 273.
1924. THEODOR. — Observations on palestinian Anopheles. Bull. Ent. Resch., XV, p. 377.
1901. THEOBALD (F. V.). — A monograph of the no culicidae or mosquitoes. Londres.
1905. THOMPSON (M. T.). — Alimentary canal of the mosquito. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist., p. 145.
1933. THORPE (W. H.). — Tracheal and blood gills in aqiatric Insect larvae. Nature, p. 549.
1930. TRENSZ (F.). — L'index maxillaire d'*Anopheles maculipennis* et la théorie du zootropisme anophélien. Arch. Inst. Pasteur, Algérie, VII, p. 1.

1930. TRENSZ (F.). — Recherches sur l'index maxillaire de l'*Anopheles maculipennis*. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXII, p. 43.
1931. UVAROV (B.) et HEMMING (C.). — Insects and climate. *Trans. Ent. Soc. London*, LXXIX, p. 1.
1890. VAN GEHUCHTEN (A.). — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de *Ptychoptera contaminata*. I. Etude du revêtement épithélial et recherches sur la sécrétion. *La cellule*, VI, p. 185.
1927. VAN THIEL (P. H.). — Sur l'origine des variations de taille de l'*Anopheles maculipennis* dans les Pays-Bas. *Bull. Soc. Path. Exo.*, XX, p. 366.
1930. VAN THIEL (P. H.). — Hibernation et semihibernation de l'*Anopheles maculipennis* et de la variété *atroparvus* : un problème de l'anophélisme sans paludisme *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXIII, p. 836.
1934. VAN THIEL (P. H.). — Insuffisance des caractères de l'œuf pour la distinction des races trophiques et biologiques de l'*Anopheles maculipennis* ? *Bull. Soc. Path. Exo.*, XXVII, p. 154.
1905. VERNON (E.). — Zur Entwicklung der Verdauungskanal bei *Bombyx mori*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, LXXXII, p. 523.
1899. VIGNON (P.). — Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus*. *C. R. Acad. Sciences*, CXXVIII, p. 1596.
1927. VOGEL (R.) et MARTINI (E.). — Ueber die oekologie der Anophelen in Anatolia. *Trop. Kachleit u. deren Grenz. geb. festschr. Hochsch.*, XXVI, p. 296.
1920. WESENBERG-LUND (C.). — Contribution to the biology of the Danish *Culicidae*. *Ame. Acad. Roy. Sc. et lettre de Danemark*, VII, p. 1.
1930. WIGGLESWORTH (V. B.). — The formation of the peritrophic membrane in insects with special reference to the larvae of mosquitoes. *Quar. Journ. Micros. Sci.*, LXXIII, p. 593.
1933. WIGGLESWORTH (V. B.). — The function of the anal gills of the mosquito larva. *Journ. Exp. Biol.*, X, p. 15.
1933. WIGGLESWORTH (V. B.). — The effect of salts on the anal gills of the mosquito larva. *Journ. exp. Biol.*, X, p. 1.

Travail du Centre Antipaludique de Bastia (1930-1935)

et du Laboratoire de Parasitologie

de la Faculté de Médecine de Paris. Directeur : Prof. BRUMPT
(octobre-novembre 1935)

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
PREMIÈRE PARTIE. — Morphologie	5
Chapitre premier. — Armature bucco-pharyngée	7
A. — Armature bucco-pharyngée de différentes espèces de <i>Culicidae</i>	8
1° <i>Culex hortensis</i>	9
2° <i>Culex pipiens</i>	15
3° <i>Anopheles maculipennis</i>	15
4° <i>Anopheles sacharovi</i>	19
5° <i>Anopheles bifurcatus</i>	19
6° <i>Anopheles algeriensis</i>	20
7° <i>Theobaldia annulata</i>	20
8° <i>Theobaldia longiareolata</i>	22
B. — Evolution de l'armature bucco-pharyngée aux diffé- rents stades larvaires	23
Chapitre II. — Intestin	27
A. — Intestin antérieur	27
1° Pharynx	27
2° Œsophage	28
B. — Proventricule	30
C. — Intestin moyen	35
1° Cæcums digestifs	35
2° Estomac	36
D. — Intestin postérieur	39
1° Pylore	39
2° Intestin grêle	40
3° Gros intestin	43
4° Rectum	44

<i>Chapitre III.</i> — Anatomie des papilles anales des larves au 4 ^e stade	47
A. — Caractères distinctifs de différentes espèces et formes	48
1 ^o <i>Anophèles maculipennis</i>	49
2 ^o <i>Anopheles sacharovi</i>	49
3 ^o <i>Anopheles bifurcatus</i>	51
4 ^o <i>Culex pipiens</i>	51
5 ^o <i>Culex hortensis</i>	51
6 ^o <i>Theobaldia morsitans</i>	52
7 ^o <i>Theobaldia annulata</i>	52
8 ^o <i>Theobaldia longiareolata</i>	52
9 ^o <i>Aedes</i> sp.	52
B. — Variations observées dans une même espèce	54
DEUXIÈME PARTIE. — Observations	57
<i>Chapitre IV.</i> — Variations saisonnières de l'indice maxillaire.	59
<i>Chapitre V.</i> — Variations saisonnières des œufs d' <i>Anopheles</i>	63
1 ^o <i>Anopheles sacharovi</i>	65
2 ^o <i>Anopheles maculipennis</i> forme <i>labranchiae</i>	67
<i>Chapitre VI.</i> — Variations des gîtes à <i>Anopheles maculipennis</i> suivant les saisons et les races	73
<i>En hiver</i>	75
<i>En été</i>	77
TROISIÈME PARTIE. — Expériences	79
<i>Chapitre VII.</i> — Influence de l'asphyxie sur les larves	81
<i>Chapitre VIII.</i> — Etude de l'hibernation des larves de l' <i>Anopheles bifurcatus</i> et des causes amenant la rupture de la diapause	85
A. — La diapause naturelle est-elle fonction uniquement de la température extérieure ?	86
B. — La diapause naturelle cesse-t-elle dès que le froid est passé ?	88
C. — Etude expérimentale de quelques facteurs pouvant influencer la diapause	88
1 ^o La chaleur est-elle un facteur réactivant immédiat et irrésistible ?	89
2 ^o Le simple renouvellement de l'eau peut-il être réactivant ?	90
3 ^o Les oxydants peuvent-ils réactiver les larves hibernantes ?	90
D. — Y a-t-il dans la nature des éléments comparables à ceux employés dans l'expérimentation ?	93

<i>Chapitre IX. — Influence de divers facteurs sur le développement des œufs, des larves et des nymphes</i>	97
A. — Influence du froid sur les œufs de l' <i>Anopheles maculipennis</i> et de l' <i>Anopheles sacharovi</i>	97
1° Influence du froid prolongé sur les œufs pondus par des femelles hibernantes	98
2° Influence du froid prolongé sur les œufs pondus par des femelles en pleine activité estivale	99
B. — Influence de divers facteurs extérieurs sur l'éclosion des œufs d' <i>Anopheles maculipennis</i> et d' <i>Anopheles sacharovi</i>	102
1° Influence des oxydants	103
2° Autres influences	104
C. — Influence du froid sur le développement des larves et des nymphes	106
CONCLUSIONS	109
BIBLIOGRAPHIE	113

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BIOLOGIE DES TRYPANOSOMES

Vu et approuvé :

Paris, le 19 Décembre 1935.

LE DOYEN

DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

Ch. MAURAIN

Vu et permis d'imprimer,

LE RECTEUR

DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

S. CHARLETY.



IMPRIMERIE SPÉCIALE
DE
MM. VIGOT Frères



